

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Biología Vegetal I



**SISTEMÁTICA INTEGRADA DEL GÉNERO *USNEA* DILL. EX ADANS.
(*PARMELIACEAE*) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Elena Araujo Caviro

Bajo la dirección de los doctores

Estela Seriñá Ramírez

Rosario Arroyo Cabeza

Víctor Jiménez Rico

Madrid, 2015

La Dra. Estela Serriñá Ramírez, Profesora Honorífica del Departamento de Biología Vegetal I de la UCM, La Dra. Rosario Arroyo Cabeza y el Dr. Víctor Jiménez Rico, Profesor Titular del Departamento de Biología Vegetal II de la UCM.

Certifican,

Que la Lda. Elena Araujo Caviro ha realizado bajo nuestra dirección la tesis doctoral titulada: **Sistemática Integrada del género *Usnea* Dill. ex Adans. (*Parmeliaceae*) en la Península Ibérica** y que cumple con los requisitos necesarios para aspirar al Grado de Doctor en Biología por la Universidad Complutense de Madrid.

Lo que firmamos en Madrid a 10 de noviembre de 2015

Vº Bº de la Directora

Vº Bº de la Directora

Vº Bº del Director

Estela Serriñá Ramírez

Rosario Arroyo Cabeza

Víctor Jiménez Rico

*A mi madre, que me transmitió la
pasión por la biología desde que
tengo uso de razón*

*A mis directores, que estuvieron al
pie del cañón de principio a fin*

*Cuando llegues al final de lo que debes saber,
estarás al principio de lo que debes sentir.*

Kahlil Gibran

Agradecimientos

Hacer una tesis doctoral es un proyecto, de por sí, complicado, y cuando no se tienen ni una beca ni un proyecto que la financie las dificultades se incrementan. Por eso no podría haberla realizado sin la colaboración y la ayuda de mucha gente, que han conseguido que esta empresa llegue a buen puerto. Es tanta la gente a la que debo agradecer que sin duda me dejaré a alguien en el tintero, aunque no sea mi intención.

Quiero agradecer, en particular, a mis directores de Tesis, Estela Serriñá, Rosario Arroyo y Víctor Jiménez Rico, que me acogieron en los departamentos de Biología Vegetal I y II de la Universidad Complutense de Madrid. Ellos se encargaron de formarme y estuvieron conmigo de principio a fin, apoyándome en todo momento, y sin su ayuda nada de esto habría sido posible. Esta Tesis es tan mía como suya.

A mis “compis de doctorado”, Inma González y María Cervera, con las que he compartido esta aventura. ¡Empezamos juntas y terminaremos juntas! Esos viajes de muestreo por el Sur y nuestros desvaríos mentales no se me borrarán de la memoria.

A toda la gente Biología, en donde comencé mi andadura. A Ana Rosa, que me permitió iniciarme en la liquenología gracias al proyecto “Flora Liquenológica Ibérica”. Siempre estuvo disponible cuando me surgía alguna duda, y compartió gustosamente sus conocimientos conmigo. A María José, que nos sufrió a Mery y a mi (y cuyos consejos de ganchillo son fabulosos). A Emilia, por sus gestiones en el herbario, y a Raquel, cuya mediación hizo que me llegasen los ejemplares tipo que necesitaba justo a tiempo. A Carol, al otro lado del charco.

Por supuesto, a la gente del Departamento de Biología Vegetal II, muy especialmente a los componentes del grupo Systemol. A Ana Crespo (Catedrática y directora del grupo) y a Pradeep Divakar, que me dieron la oportunidad de realizar los análisis moleculares y me formaron en estas técnicas (y además me llevaron a unos increíbles viajes de muestreo). A Paloma Cubas, que me ayudó enormemente con el apartado de distribución. A David Alors por enseñarme tooodas las cosas que me iban a dar problemas (y cómo solucionarlos) y por ser mi guía en un tema del que no tenía ni idea; a Carlos, compañero de viaje por Europa del Este; a Jovi (por su apoyo en la recta final). Ruth, David, Tino, Bea, Clara, Ana, Zuzana... sois tantos... Todos me acogisteis con los brazos abiertos y hemos compartido comidas, cañas y momentos de tertulia.

A la gente del Jardín Botánico de Madrid, con quienes tuve la oportunidad de compatibilizar doctorado y trabajo, y muy especialmente a Margarita Dueñas, por sus consejos, su apoyo y su interés y a Mari Paz Martín, por su ayuda. A mis compañeros del herbario: Raúl, Moru, Fátima, Ángela, Lucía, Gema, Bea, Diana, Mercedes, Martuki, Eva... Echo de menos los paseos por el jardín sintiendo el paso de las estaciones.

A Philippe Clerc, por compartir conmigo sus conocimientos y ayudarme con las determinaciones y a resolver algunas dudas.

A toda la gente de Espeleocaminos, con quienes me recorrí la Península Ibérica en busca de cuevas y barrancos (y que aproveché para hacer todas las recolecciones necesarias). Gracias a Teresa y a Sara, que siempre se acordaban de mí en sus exóticos viajes y me traían algún liquen de recuerdo. Y a Miguel, que soportó mis crisis en la recta final. También a mis amigos de Galicia, ¡que no sé si al final les ha quedado claro que trabajaba en líquenes y no en

musgos! Y a las numerosísimas personas que me traían ejemplares de *Usnea* a donde quiera que fuesen, particularmente a Laura Álvarez, que contribuyó notablemente a que el trabajo se me acumulase por momentos. Seguro que hay mucha más gente que debería figurar aquí, ya sea por su interés, sus ánimos, sus consejos o simplemente saber escuchar y soportarme. Me disculpo con todos ellos, pero que sepan que los tengo muy en cuenta.

A mi familia, que siempre está a mi lado y son mi apoyo y mi estímulo en los momentos de mayor duda. Siempre están a mi lado cuando los necesito. A mis hermanos, Luis, Carlos, Javier (gracias por los entintados) y Marta, que soportaron estoicamente mis “chapas”. A mi tía M^a del Mar, creo que es la que mejor entendió por lo que estaba pasando por ser la Doctora de la familia. Y sobre todo, gracias mamá, gracias papá, porque vosotros me disteis todo lo que estuvo en vuestras manos y mucho más, animándome a perseguir mis sueños y enseñándome a no rendirme ante las dificultades.

Índice

Abreviaturas y Acrónimos	3
Resúmen/Abstract	5/7
Introducción	9
La sistemática integrada: una aproximación a la delimitación de especies	11
El concepto de especie y su delimitación	11
La simbiosis liquénica	13
El género <i>Usnea</i> Adans.....	15
El concepto de especie en el género <i>Usnea</i> : contexto histórico	18
Caracteres morfológicos y anatómicos en <i>Usnea</i>	19
Las sustancias liquénicas en el género <i>Usnea</i>	20
Ecología y distribución de las especies de <i>Usnea</i>	23
Objetivos	27
Materiales y métodos	31
Análisis morfológicos y anatómicos.....	34
Metabolismo secundario	35
Filogenia molecular	37
Patrones de distribución de las especies del género <i>Usnea</i> en la Península Ibérica.....	43
Terminología descriptiva y nomenclatura	49
Delimitación y descripción de las especies	49
Resultados	
Puntualizaciones morfológicas y anatómicas, con interés taxonómico, de las especies del género <i>Usnea</i> (Parmeliaceae) en la Península Ibérica.....	53
Morfología y anatomía de los talos de <i>Usnea</i>	53
Clave sinóptica	67
Los metabolitos secundarios de las especies de <i>Usnea</i> estudiadas en la Península Ibérica y su variabilidad intraespecífica	75
Resultados	76
Análisis filogenético molecular de <i>Usnea</i> . Las especies ibéricas	87
Materiales y métodos	88
Resultados	93

Discusión	95
Patrones de distribución de las especies del género <i>Usnea</i> en la Península Ibérica.	
Distribución de las especies en una zona de ecotono	103
Materiales y métodos	104
Resultados	107
Discusión	113
El género <i>Usnea</i> en la Península Ibérica, clave, descripción de las especies ibéricas y su distribución	117
El género <i>Usnea</i>	117
Clave para las especies de <i>Usnea</i> de la Península Ibérica.....	121
Descripción de las especies ibéricas de <i>Usnea</i>	127
Taxones a buscar, dudosos o excluidos de este estudio.....	175
Nombres dudosos y excluidos de este estudio	177
Mapas de distribución de las especies ibéricas de <i>Usnea</i>	179
Discusión general	185
Análisis morfológicos y anatómicos.....	187
Variación química en el género <i>Usnea</i> en la Península Ibérica	188
Análisis filogenético	188
Significado filogenético de la variación química intraespecífica	189
Patrones de distribución de las especies del género <i>Usnea</i>	190
Patrones de distribución de las especies del género <i>Usnea</i> en la Península Ibérica.....	191
Perspectivas futuras.....	193
Conclusiones	195
Especímenes Estudiados	199
Iconografía	235
Referencias bibliográficas	301

Abreviaturas y acrónimos

A continuación se detallan algunas de las abreviaturas y acrónimos de herbarios más utilizadas a lo largo de la presente memoria. No se incluyen en el listado las abreviaturas correspondientes a las magnitudes físicas básicas del Sistema Internacional de Unidades (de tiempo, masa y longitud), debido a su uso generalizado y estandarizado.

Abreviaturas empleadas

ác.: ácido

ADN o DNA: ácido desoxirribonucleico

AUC: Area Under the Curve (área bajo la curva ROC)

B/MCMC: inferencia bayesiana que emplea el método Metropolis–coupled Markov Chain Monte Carlo

cf.: *confer*, compara, confronta, a confirmar

A/M: relación entre el % del grosor del eje central / % del grosor de la médula

CMA: proporción de córtex, médula y eje central (del inglés cortex, medulla, axis)

e. g.: *exempli gratia*, por ejemplo

GAM: Generalized Additive Model (modelo aditivo generalizado)

GLM: Generalized Linear Model (modelo lineal generalizado)

i. e.: *id est*, esto es, es decir

ITS: Internal Transcribed Spacer (espaciador transcribible interno)

MARS: Multivariate Adaptive Regression Splines (modelos adaptativos basados en regresiones parciales)

Maxent: Maximum Entropy (máxima entropía)

mcm7: gen codificante para el factor de consentimiento (licencia) de replicación del ADN

ML: Maximum Likelihood (máxima verosimilitud)

nr: prefijo que indica “ribosómico nuclear”, puede preceder a ADN, ITS, etc.

PCR: Polymerase Chain Reaction (reacción en cadena de la polimerasa)

pp: probabilidad posterior

Relación A/M: relación entre el % del grosor del eje / % del grosor de la médula

ROC: Receiver Operating Characteristic (curva operada por el receptor)

rpb1: gen codificante para la subunidad mayor de la ARN polimerasa II

rpm: revoluciones por minuto

s. l.: *sensu lato*, en sentido amplio

s. str.: *sensu stricto*, en sentido estricto

sub: bajo, bajo el nombre de

TLC: Thin Layer Chromatography (cromatografía en capa fina)

Acrónimos de Herbarios

BCN–Lich: Herbari CeDoc de Biodiversitat Vegetal, Universitat de Barcelona, Barcelona, España.

G: Herbarium, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Chambésy/Genève, Suiza.

H: Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki, Helsinki, Finlandia.

JACA: Herbario, Instituto Pirenaico de Ecología, C.S.I.C., Jaca, España.

LEB: Herbario "Jaime Andrés Rodríguez", Facultad de C.C. Biológicas y Ambientales, Universidad de León, León, España.

MACB: Herbario Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

MAF–Lich.: Herbario Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

MA–Lich: Herbario Real Jardín Botánico de Madrid, Madrid, España.

MUB: Herbario Departamento de Biología Vegetal, Universidad de Murcia, Murcia, España.

PO: Herbário Departamento de Botânica, Universidade do Porto, Porto, Portugal.

SALA–L: Herbario Departamento de Botánica, Universidad de Salamanca, Salamanca, España.

SANT–Lich: Herbario Facultade de Farmacia, Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, España.

SEV: Herbario Centro de Investigación Tecnología e Innovación, Universidad de Sevilla, Sevilla, España.

VAL–Lich: Herbari i Jardí Botànic, Universitat de València, Valencia, España.

Resumen

El género *Usnea* es uno de los géneros de hongos liquenizados más grandes dentro de la familia *Parmeliaceae*. Incluye entre 300 y 600 especies, dependiendo de los autores y está ampliamente distribuido por todos los continentes, apareciendo en regiones polares, templadas y tropicales. El elevado número de taxones, unido a la gran variación química y morfológica intraespecífica, ha dificultado enormemente la delimitación de las especies y causado confusión en la nomenclatura. Pese a las numerosas revisiones taxonómicas ya realizadas, *Usnea* sigue siendo un género particularmente difícil y su diversidad real y las relaciones entre especies aún se desconocen. Por estos motivos, la presente tesis doctoral ha tenido como objetivo principal el de resolver los problemas taxonómicos y nomenclaturales del género dentro de la Península Ibérica, así como su distribución en esta región.

Para ello se recurrió al estudio de ejemplares procedentes de diversos herbarios y se realizó un trabajo de campo exhaustivo que abarcara la totalidad del territorio peninsular. Los especímenes fueron analizados morfológica y químicamente para tener un conocimiento de la plasticidad real que muestran las especies. Ante la variabilidad morfológica y química de muchas de las especies de *Usnea* y la dificultad de establecer una clasificación más natural con todos estos datos, se estudiaron sus relaciones filogenéticas mediante técnicas moleculares, valorando la variabilidad química, morfológica y anatómica. Por último, y recurriendo al uso de las nuevas técnicas de modelización ecológica, se establecieron modelos de distribución de los taxones estudiados en la Península Ibérica.

La parte central de la memoria está estructurada en cinco apartados. En el primero de ellos, se aborda el estudio químico de las especies de *Usnea* presentes en la Península Ibérica, considerando la variación química intraespecífica. En el segundo se presenta una revisión de los caracteres morfológicos y anatómicos empleados tradicionalmente en la delimitación de las especies de *Usnea*, acompañado de una clave sinóptica. En el tercer apartado se realiza la caracterización del género *Usnea* en la Península Ibérica, aportando la descripción detallada de cada especie, su revisión nomenclatural y las claves de identificación. En el cuarto se estudian los patrones de distribución de las especies de *Usnea* en la Península Ibérica, vinculándolos a características climatológicas y en el quinto se analizan las relaciones filogenéticas del género mediante técnicas moleculares, evaluando la variabilidad química y morfológica en relación a las relaciones de parentesco de las poblaciones.

Así pues, en este estudio se reúnen, junto a los datos morfológicos y químicos, datos anatómicos, ecológicos y filogenéticos, con el objetivo de elaborar una taxonomía integrada y revisada del grupo.

Las conclusiones son las siguientes:

1. La detección de quimiótipos novedosos, caracterizados por compuestos de categorías estructurales distintas a las habitualmente producidas por un taxón, deben ser tomados en consideración, especialmente si dichos quimiótipos están correlacionados con caracteres moleculares, morfológicos y anatómicos.
2. De las especies estudiadas, 21 han resultado variables en metabolitos secundarios y 7 han resultado químicamente constantes.

3. Todos los caracteres morfológicos empleados en la delimitación de especies del género *Usnea* han resultado ser homoplásicos y esto no permite que se establezcan hipótesis filogenéticas congruentes con los datos moleculares.
4. Desde el punto de vista molecular, los taxones que se incluyen dentro del clásico concepto de “pares de especies” (fértil/estéril) en *Usnea*, deben ser considerados conspecíficos. Estos son: *Usnea florida* – *U. subfloridana*, *Usnea erinacea* – *U. rubicunda* y *Usnea cristatula* – *U. ceratina*. Los dos últimos “pares” son aportaciones novedosas de esta memoria.
5. Consideramos a *Usnea* sp. 1, aún sin nombre, una nueva especie apoyada por resultados filogenéticos, químicos y morfológicos.
6. Se confirma que nuestros ejemplares identificados como *Usnea praetervisa* constituyen un linaje monofilético, independiente al que incluye a *Usnea subfloridana*.
7. La distinción entre *Usnea barbata*, *U. substerilis*, *U. intermedia* y *U. lapponica*, no se ve apoyada por los resultados moleculares. La forma y tipo de los soralios (carácter importante en morfología) de estos taxones es muy variable. También en ellos, es donde se ha detectado un mayor número de quimiótupos novedosos. Requieren de un estudio más detallado.
8. Los MDE han resultado ser una herramienta útil para la discriminación de algunas especies, muy similares desde el punto de vista morfológico. Ejemplo: *Usnea fulvoreagens* y *U. glabrescens*.
9. De acuerdo con los MDE consenso resultantes, la mayoría de las especies de *Usnea* en la Península Ibérica las podemos reunir en dos Grupos. El Grupo–1 de especies, que incluye a *Usnea cornuta*, *U. florida*, *U. fulvoreagens*, *U. rubicunda* y *U. subscabrosa*, se corresponde con el dominio oceánico, con temperaturas estables y gran abundancia de precipitaciones. El Grupo–2 de especies, que incluye a *Usnea barbata*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii*, se corresponde con el dominio interior con matiz continental, con un gran contraste térmico, pocas precipitaciones en verano y temperaturas más bajas.
10. El tratamiento taxonómico de las especies de *Usnea* en la Península Ibérica, resulta en 32 especies, 31 pertenecientes al Clado *Usnea* y una perteneciente al Clado *Dolichousnea*.
11. *Usnea cristatula* y *Usnea subgracilis*, se citan aquí por primera vez para España.

Abstract

The genus *Usnea* is one of the largest lichenized fungi genera within the family Parmeliaceae. It includes between 300 and 600 species depending on the author and is widely distributed in all continents, from polar to temperate and tropical regions. Due to the large number of taxa and the great morphological and chemical intraspecific variability, the delimitation of the species has become troublesome, causing great confusion in the nomenclature. Despite the numerous taxonomical revisions, *Usnea* is still a particularly difficult genus, and its real diversity and the relations between the species remains unknown. For these reasons, the aim of the present work is to solve some of the taxonomic and nomenclatural problems of the genus *Usnea* in the Iberian Peninsula, as well as to understand its distribution in this region.

To achieve these objectives, specimens from different herbaria have been studied and an exhaustive fieldwork covering the entire peninsula has been carried out. The samples were morphologically and chemically studied to understand the real plasticity of the species. Given the great chemical and morphological variability of many of the species of *Usnea*, and the difficulty to establish a more natural classification of all data, their phylogenetic relationships were studied using molecular tools and, considering the chemical, morphological and anatomical variability. Finally, using the new ecological modelling tools, distribution models of the taxa in the Iberian Peninsula were established.

The core part of this report is divided into five sections. In the first one, the chemical study of the *Usnea* species in the Iberian Peninsula is discussed, considering the chemical intraspecific variation. In the second one, a review of the morphological and anatomical characters traditionally used in the delimitation of the *Usnea* species is performed, including a synoptic key. The third section comprises the characterization of the genus *Usnea* in the Iberian Peninsula, providing a detailed description of each species, its nomenclatural review and an identification key. In the fourth one, the distribution patterns of the *Usnea* species in the Iberian Peninsula are studied, linking them to climatic conditions. Finally, in the fifth section, the phylogenetic relations of the genus are tested using molecular tools, assessing the chemical and morphological variability with regard to the relationships of different populations.

Thus, in this study, chemical and morphological data, along with anatomical, ecological and phylogenetic data are gathered to achieve a reviewed integrative taxonomy of the group.

The main conclusions are the following:

1. The detection of new chemotypes, characterized by compounds with different structural categories to those usually produced by a single taxon, should be taken into consideration, especially if they correlated with molecular and morphological differences.
2. Among the studied species, 21 are chemically variables and 7 are chemically constant.
3. All characters used in the delimitation of the species in the genus *Usnea* are homoplastic, and they do not allow for phylogenetic hypothesis consistent with the molecular data.
4. The *Usnea* taxa included under the classical concept of "species pair" (fertile/sterile), must be considered conspecific. These pairs are: *Usnea florida* – *U. subfloridana*, *Usnea*

erinacea – *U. rubicunda* y *Usnea cristatula* – *U. ceratina*. The last two are novel contributions of this dissertation.

5. *Usnea* sp. 1, still without a formal name, is a new species based on phylogenetic, chemical and morphological results.
6. Our specimens, identified as *Usnea praetervisa*, form a monophyletic lineage, different from that which includes *Usnea subfloridana*.
7. The distinction of *Usnea barbata*, *U. substerilis*, *U. intermedia* and *U. lapponica* is not supported by molecular data. The shape and type of soralia (an important morphological character) in these taxa is very variable. Between them is also where it has been detected a larger number of novel chemotypes. They require further study.
8. The species distribution models (SDMs) have proved to be a useful tool to discriminate some taxa. *E. g.*: *Usnea fulvoreagens* and *U. glabrescens*.
9. According to the resulting consensus MDEs model most *Usnea* species in the Iberian Peninsula can meet in two groups. The Group–1 of species, including *Usnea cornuta*, *U. florida*, *U. fulvoreagens*, *U. rubicunda* and *U. subscabrosa*, belongs to the oceanic domain, with stable temperatures and profuse rainfall. The Group–2 of species, including *Usnea barbata*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* and *U. wasmuthii*, belongs to the inner domain with continental influence, with a large thermal contrast, low rainfall in summer and lower temperatures.
10. So far, the genus *Usnea* in the Iberian Peninsula is represented by 32 species, 31 belonging to the clade *Usnea* and one belonging to the clade *Dolichousnea*.
11. *Usnea cristatula* and *Usnea subgracilis*, are reported here for the first time for Spain.

Introducción

La sistemática integrada: una aproximación a la delimitación de especies

La Sistemática es la ciencia que se encarga de clasificar a los organismos a partir de su historia evolutiva. Combina el modelo de ordenación de la taxonomía, según el cual los taxones se organizan en un sistema jerarquizado, pero bajo el punto de vista evolutivo de la filogenia, en donde se busca establecer las relaciones de parentesco entre grupos de organismos.

Una de las tareas fundamentales de la Sistemática es la delimitación y clasificación de las especies, así como proporcionar herramientas para identificarlas. Dicho trabajo es esencial para el conocimiento de la biodiversidad y para su conservación, especialmente para un grupo de organismos como los líquenes, ampliamente usados en estudios ecológicos (Lumbsch & Leavitt 2011).

La sistemática tradicional se ha basado fundamentalmente en los caracteres morfológicos, anatómicos y químicos, delimitando morfo-especies. Sin embargo, con el desarrollo de la sistemática integrada se intentan incluir nuevos conceptos y metodologías, de manera que la delimitación de especies se realiza desde perspectivas múltiples y complementarias (Dayrat 2005). Dentro de esta aproximación, las especies se consideran hipótesis, y las hipótesis más firmes son aquellas avaladas por diferentes tipos independientes de caracteres (Medina *et al.* 2013).

El concepto de especie y su delimitación

En taxonomía, la especie es la unidad básica de la clasificación biológica. Pese a que es uno de los conceptos fundamentales, definir “qué es una especie” ha sido, y sigue siendo, objeto de debate, pudiendo encontrarse hasta 26 definiciones distintas de especie. Sin embargo, muchas de estas definiciones en realidad no son más que formas de medir o determinar “cómo identificamos una especie” (Wilkins 2011; De Queiroz 2005). De Queiroz (2007, 1999), por el contrario, apuesta por un concepto único en el que considera que una especie es “un linaje metapoblacional que evoluciona de forma independiente”. Según este autor, ésta sería la única cualidad imprescindible para definir una especie, mientras que el resto de propiedades (*e. g.* aislamiento reproductivo, ocupación de un mismo nicho ecológico, morfologías reconocibles, etc.) ya no son consideradas como necesarias, sino que son características que pueden aparecer o no en distintos momentos durante el proceso de especiación. Este concepto unificado de especie ha sido ampliamente adoptado en recientes investigaciones (Carstens *et al.* 2013) y permite delimitar las especies basándose en diferentes caracteres, fenotípicos, ecológicos, evolutivos y/o filogenéticos, donde cada una de los cuales aporta evidencias para una separación de los linajes. Además, este enfoque es coherente con el espíritu de la sistemática integrada, que sostiene que la inferencia taxonómica debe realizarse desde perspectivas múltiples y complementarias.

Entre las propiedades más ampliamente utilizadas para trazar los límites entre diferentes especies se encuentran las barreras geográficas, las ecológicas y, en especial, las reproductivas.

En concreto, si consideramos el aislamiento reproductivo como principal característica de una especie estaríamos utilizando el “concepto biológico de especie” (Mayr 1942). Este concepto, sin embargo, tiene limitaciones si tenemos en cuenta a los organismos que se reproducen asexualmente. Además, en el caso de los ascomicetes liquenizados, su naturaleza dual, su dificultad para cultivarlos ‘in vitro’, su lento crecimiento, la imposibilidad de realizar cruzamientos experimentales y la falta de conocimiento sobre su ciclo sexual específico hacen que este concepto sea difícilmente aplicable a la delimitación de especies, claro está, también en el caso particular de *Usnea* (Clerc 1998).

Dentro de los ascomicetes liquenizados, la delimitación de especies se ha realizado tradicionalmente en base fundamental a caracteres morfológicos o químicos (Pino-Bodas *et al.* 2012; Taylor *et al.* 2000), lo que se corresponde con el concepto fenotípico o morfológico de especie (Sokal & Crovello 1970). Sin embargo, el número de caracteres fenotípicos útiles para identificar estos organismos ha demostrado ser insuficiente y, además, no reflejan necesariamente patrones evolutivos que se puedan producir en ellos (Crespo & Pérez-Ortega 2009).

La aparición de métodos basados en los caracteres moleculares ha producido avances y cambios conceptuales importantes en el conocimiento de los hongos, incluyendo los liquenizados. En algunos casos, los datos moleculares han verificado las hipótesis, tradicionalmente aceptadas, relacionadas con la definición y el reconocimiento de especies, pero también se han producido muchos conflictos con el concepto morfológico de especie, todavía en uso. La existencia de especies crípticas y pares de especies demuestra claramente la falta de correlación entre datos filogenéticos y morfológicos y la incapacidad del concepto morfológico de especie para detectar adecuadamente taxones diferentes (Lumbsch & Leavitt 2011). En este sentido, se ha demostrado que linajes previamente clasificados como uno solo, en realidad eran dos o más especies distintas, esto es, se han reconocido especies crípticas. La existencia de estas especies ha sido constatada en numerosos grupos de líquenes (Crespo *et al.* 2002; Kroken & Taylor 2001) y supone una cuestión que afecta, no sólo a la taxonomía, sino también a otros campos de la biología como el estudio de la biodiversidad o las estrategias de conservación de ésta. En numerosas ocasiones, la aparición de especies crípticas puede deberse a la escasez de caracteres que puedan ser empleados para diferenciarlas correctamente (Bickford *et al.* 2007). Sin embargo, algunos estudios han revelado sutiles diferencias morfológicas o diferencias químicas entre los distintos linajes que han sido pasadas por alto. Estos taxones, a menudo son denominados “semicrípticos”. La frecuencia en la aparición de estas especiesemicrípticas indica que la actual interpretación de las especies de líquenes, en base morfológica, es inadecuada (Lumbsch & Leavitt 2011). Aunque el modelado ecológico apenas se ha usado en la delimitación de especies, puede proporcionar información muy valiosa, apoyando de esta manera los resultados filogenéticos (Argüello *et al.* 2007; Raxworthy *et al.* 2007; Rissler & Apodaca 2007). El caso opuesto lo encontramos en especies que, pese a presentar un fenotipo marcadamente distinto, pertenecen a un único linaje, polimórfico, como pueden ser los ecotipos (Leavitt *et al.* 2011), los fotosimbiodemos (Armaleo & Clerc 1991) y los pares de especies (Crespo & Pérez-Ortega 2009). En el género *Usnea* los taxones que se diferencian únicamente en su modo de reproducción, asexual (solo con soralios) o sexual (solo con apotecios), se han considerado tradicionalmente como especies distintas. Sin embargo, los estudios filogenéticos moleculares demuestran que no representan

linajes monofiléticos independientes y que deben ser considerados conspecíficos (Wirtz *et al.* 2012; Seymour *et al.* 2007; Articus *et al.* 2002).

Pese a que confiar excesivamente en los caracteres morfológicos puede hacernos subestimar una diversidad filogenética real, considerar dentro de una misma especie a individuos que morfológicamente se distinguen sin problemas pero que presentan escasos caracteres moleculares diferenciales, acarreará importantes errores de delimitación de grupos en especies que hayan sufrido una radiación reciente, en casos donde existe un reparto incompleto de linajes y en situaciones en las que se produzcan supuestos procesos de hibridación (Lumbsch & Leavitt 2011; Degnan & Rosenberg 2009). En este tipo de situaciones el “árbol de genes” y el “árbol de especies” no tienen que ser necesariamente congruentes (Rosenberg & Tao 2008; Degnan & Rosenberg 2006; Grube & Kroken 2000). Además, varios autores (Carstens *et al.* 2013; Knowles & Carstens 2007) alertan sobre la disparidad de resultados que pueden aparecer según la aproximación metodológica utilizada, por lo que aconsejan ser prudentes a la hora de delimitar especies sobre la base de tan solo un tipo de evidencia.

En los hongos liquenizados, encontrar y aplicar el criterio apropiado, el carácter adecuado, así como los conjuntos de herramientas analíticas convenientes, sigue siendo uno de los mayores desafíos en la delimitación de las especies (Crespo & Pérez-Ortega 2009; Wirtz *et al.* 2008). Ningún método ni ningún carácter han demostrado ser, de forma aislada, totalmente adecuados y fiables para la delimitación de todas las especies (Taylor *et al.* 2000). Por ello, la utilización de múltiples criterios o de múltiples propiedades, en combinación con el uso de conjuntos de datos adecuados, ha demostrado que se pueden establecer hipótesis más sólidas sobre los límites de las especies. En la presente memoria de tesis doctoral se han tratado de seguir estas líneas, intentado tener en cuenta todas las fuentes de información disponibles por nosotros (datos morfológicos químicos, anatómicos, moleculares, ecológicos y corológicos) a la hora de delimitar los diferentes grupos taxonómicos, en particular las especies, siguiendo los principios de la “sistemática integrada”.

La simbiosis liquénica

Los líquenes son organismos duales, que surgen de la asociación simbiótica entre un componente fúngico, el micobionte, y uno o más organismos fotosintéticos, el fotobionte, que habitualmente es una o más algas verdes, en el caso de los “clorolíquenes”, y/o una o más cianobacterias, en el de los “cianolíquenes”, y que se agrupan para formar una nueva entidad. La morfología del talo liquénico está fuertemente influenciada por el contacto directo entre el fotobionte y el micobionte (Nash III 2008a).

Los líquenes crecen sobre todo tipo de sustratos, en plantas (sobre corteza, hojas o lignina), rocas, suelo, musgos, otros líquenes e incluso sobre estructuras hechas por el hombre, como el cristal y el hormigón (Sancho 2011). Aunque la mayor parte son terrestres, unos pocos pueden aparecer en corrientes de agua dulce o en zonas intermareales (Nash III 2008a). Gracias a su capacidad para deshidratarse y de permanecer en un estado metabólicamente inactivo, son capaces de colonizar una gran variedad de hábitat, incluyendo ambientes con temperatura, humedad y radiación extremas, abarcando tanto desiertos, como bosques tropicales, regiones polares y altas montañas. Se ha demostrado que pueden incluso llegar a sobrevivir al vacío del

espacio (Sancho *et al.* 2007). Más de un 12% de los ecosistemas terrestres están dominados por líquenes; estos lugares se encuentran en las tundras árticas y antárticas, zonas alpinas, estepas y desiertos, donde se encuentran algunos de los límites fisiológicos para las plantas vasculares (Honegger 2012). Juegan un importante papel en los ecosistemas, ya que están entre los primeros organismos en aparecer en las etapas de sucesión iniciales de algunos ambientes, contribuyendo así a la meteorización de las rocas y a la formación de suelos (Richardson 1988; Ahmadian & Hale 1973), a la fijación de nitrógeno (Nash III 2008b) y también actuando como reservorios de agua (Pypker *et al.* 2006).

Pese a ser organismos poco aparentes, tienen gran importancia para el ser humano. Al ser longevos y muy sensibles a los cambios medioambientales, son muy utilizados como bioindicadores de la calidad del aire, de la contaminación por metales pesados e incluso del cambio climático (Hawksworth *et al.* 2005; Nimis *et al.* 2002; Fernández-Salegui *et al.* 2002). Además, han sido también usados con fines alimenticios, medicinales (Müller 2001) e industriales, como fijadores de perfumes o como tintes naturales (Huneck 1999; Kok 1966).

Aproximadamente una quinta parte de todas las especies conocidas de hongos forman asociaciones liquénicas. Estas asociaciones han surgido varias veces a lo largo de la historia evolutiva de los hongos y en varios grupos diferentes (DePriest 2004). El fósil más antiguo que se conoce de un liquen está datado en 400 Ma, apareció en el Devónico (Taylor *et al.* 1995), aunque también se han estudiado algunos fósiles interpretados como simbiosis liquénicas que datan del Precámbrico (Yuan *et al.* 2005). Mientras que en *Basidiomycota* el origen de la liquenización parece haber sido un suceso reciente (Lutzoni 1997), se cree que el origen de la simbiosis liquénica pudo ocurrir relativamente pronto en la historia evolutiva de *Ascomycota*, produciéndose posteriormente eventos de pérdida de liquenización (Divakar *et al.* 2015; Lutzoni *et al.* 2004, 2001). La mayoría de los líquenes se encuentran en este grupo, representando alrededor de un 40% de los *Ascomycota*. Casi todos están incluidos en la clase *Lecanoromycetes*, la cual está formada casi exclusivamente por líquenes y es la más rica en especies dentro de *Ascomycota* (Schoch *et al.* 2009; Ekman *et al.* 2008). La familia *Parmeliaceae*, a la que pertenece el género *Usnea*, está situada dentro de la clase *Lecanoromycetes* y es una de las mayores familias dentro de los *Ascomycota* liquenizados, con una distribución cosmopolita (Blanco *et al.* 2006). Este grupo apareció hace unos 108 Ma, en el Cretácico tardío, cuando el clima era más cálido y la fauna tropical y subtropical se extendía hasta latitudes polares. La aparición del género *Usnea* se estima en hace unos 65 Ma, justo tras la extinción masiva del Cretácico–Terciario (Amo de Paz *et al.* 2011).

Los caracteres tradicionalmente usados en la taxonomía de los líquenes incluyen la morfología del talo liquénico, la anatomía de las estructuras reproductivas, tales como el tipo de asco y ascósporas (Ekman *et al.* 2008) y la identificación de metabolitos secundarios (Lumbsch 1998). Sin embargo se ha demostrado que la mayoría de estos caracteres son plesiomórficos, por lo que su potencial predictivo es muy limitado y el valor taxonómico que se les había atribuido ha sido sobreestimado (Blanco *et al.* 2006). La adición de caracteres moleculares ha producido cambios en los conceptos de familia y género y ha contribuido a esclarecer muchas de las relaciones filogenéticas entre éstos (Crespo *et al.* 2010). Esto es lo que pretendemos que también ocurra en *Usnea*.

El género *Usnea* Adans.

El género *Usnea*, incluido en la familia *Parmeliaceae* Zenker, es uno de los géneros de hongos liquenizados con mayor número de especies, entre 300 y 600 dependiendo de los autores (Ohmura 2012; Kirk *et al.* 2008; Wirtz *et al.* 2006; Hawksworth *et al.* 1995). Está ampliamente distribuido por todos los continentes, apareciendo en regiones polares, templadas y tropicales (Halonen 2000). Los taxones pertenecientes a este género son conocidos vulgarmente como “barbas”, lo que hace referencia a su aspecto. Se trata de líquenes fruticulosos, de tamaño mediano a grande, aunque en algunos casos llegan a alcanzar varios metros de longitud, y fácilmente reconocibles por la presencia de ácido úsnico en el córtex (que le proporciona su característica coloración de base verde) y de un característico eje central cartilaginoso (Pérez-Vargas *et al.* 2010a; Törre & Randlane 2007).

El género *Usnea* fue descrito por Adanson (1763) en su *Familles des Plantes*. En un principio quedó situado en la familia *Usneaceae* (Eschweiler 1824), junto con otros líquenes de apariencia similar como *Alectoria*, *Evernia*, *Cetraria* o *Ramalina*. Actualmente la familia *Usneaceae* Eschw. está incluida dentro de la familia *Parmeliaceae*, debido principalmente a la similitud de sus cuerpos fructíferos (Kärnefelt *et al.* 1998; Henssen & Jahns 1973) y a sus relaciones filogenéticas. Dentro de esta familia constituye un clado bien definido, el clado *Usneoide* (Crespo *et al.* 2010), cuya monofilia ha sido confirmada por métodos filogenéticos moleculares. Sin embargo la posición del género dentro de esta familia ha sido objeto de discusión y tan sólo muy recientemente se ha establecido que *Cornicularia* es su pariente filogenético más próximo (Fig. 1; Divakar *et al.* 2015).

Se han propuesto diversas clasificaciones infragenéricas para este género (TABLA 1). En la monografía mundial del género, publicada entre 1936 y 1938 por el investigador polaco Josef Motyka, se incluían 6 subgéneros (*Usnea* Adans., *Eumitria* Stirt., *Neuropogon* Nees & Flot., *Protousnea* Motyka, *Lethariella* Motyka y *Chlorea* Nyl.), basándose en la estructura del eje central, el color del talo y del disco apotecial y el patrón de distribución de las especies. Ohmura (2001) propuso un nuevo subgénero dentro de *Usnea*, *Dolichousnea* Y. Ohmura.

El primer estudio molecular del subgénero *Usnea* fue realizado por Ohmura (2002), en el que se incluyeron 21 especies. El subgénero *Eumitria* (Stirt.) Zahlbr. y las secciones *Usnea* Adans. y *Ceratinae* (Motyka) Y. Ohmura, se disgregaron del subgénero *Usnea*. Además se reconoció el subgénero *Dolichousnea*, que incluía a *Usnea longissima*, *U. diffracta* y *U. trichodeoides*. Ohmura (2002, 2001) caracterizó morfológicamente estos subgéneros haciendo énfasis en las diferencias en la estructura del córtex. Sin embargo no se incluyó material de *Neuropogon* en este estudio. La taxonomía de *Neuropogon* ha sido controvertida incluso antes de la aparición de marcadores moleculares. Ohmura & Kanda (2004) incluyeron a *Neuropogon* en su estudio, y lo situaron como una sección dentro del subgénero *Usnea*. Articus (2004) propuso elevar los subgéneros *Dolichousnea*, *Eumitria* y *Neuropogon* al rango de género, ya que mostraban un origen monofilético. Esta propuesta fue rechazada, ya que los soportes de la filogenia no estaban totalmente resueltos y el número de especies incluidas era muy bajo. De acuerdo con los análisis moleculares realizados por Wirtz *et al.* (2006), *Neuropogon* presenta un origen polifilético con un grupo central anidado dentro del subgénero *Usnea*, por ello consideraron sinonimizar *Neuropogon* en *Usnea*.

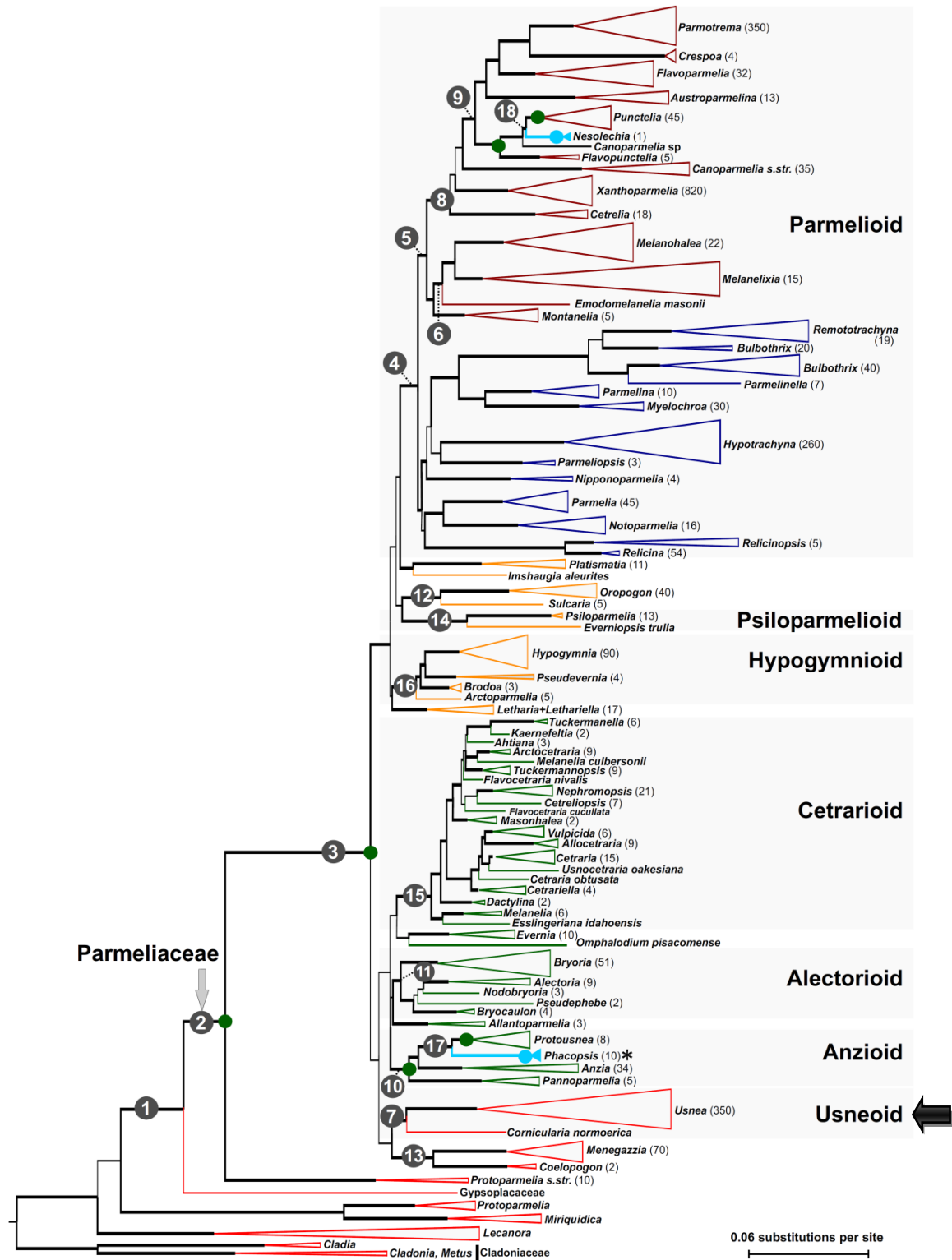


FIG. 1 Árbol filogenético simplificado, basado en seis genes, en el que se muestran las relaciones filogenéticas entre los principales linajes de la familia Parmeliaceae (Lecanorales, Ascomycota). Posición del género *Usnea* dentro de la familia. Tomado de Divakar et al. (2015).

TABLA 1. Diferentes clasificaciones infragenéricas del género *Usnea* (actualizada a partir de Truong *et al.* 2013)

Motyka 1936-1938	Ohmura 2001-2004	Arcticus 2004	Wirtz <i>et al.</i> 2006	Truong <i>et al.</i> 2013
<i>Usnea</i>	<i>Usnea</i>	<i>Usnea</i>	<i>Usnea</i>	<i>Usnea</i>
Subgénero <i>Usnea</i>	Subgénero <i>Eumitria</i>	<i>Eumitria</i>	Subgénero <i>Eumitria</i>	Clado <i>Eumitria</i>
Subgénero <i>Eumitria</i>	Subgénero <i>Dolichousnea</i>	<i>Dolichousnea</i>	Subgénero <i>Dolichousnea</i>	Clado <i>Dolichousnea</i>
Subgénero <i>Neuropogon</i>	Subgénero <i>Usnea</i>	<i>Neuropogon</i>	Subgénero <i>Usnea</i>	Clado <i>Neuropogon</i>
Subgénero <i>Protousnea</i>	Sección <i>Usnea</i>		(includ. <i>Neuropogon</i>)	Clado <i>Usnea</i>
Subgénero <i>Lethariella</i>	Sección <i>Ceratinae</i>			<i>Usnea</i> -1
Subgénero <i>Chlorea</i>	Sección <i>Neuropogon</i>			<i>Usnea</i> -2
				<i>Usnea</i> -3
				<i>Usnea</i> -4

En el último estudio realizado por Truong *et al.* (2013b), se reveló la existencia de 4 clados bien apoyados que se corresponden con los subgéneros tradicionales *Eumitria*, *Dolichousnea*, *Neuropogon* y *Usnea* (TABLA 1). A estos clados no se les otorgó ningún rango taxonómico. *Eumitria* se establecería como el clado más basal, y se distinguiría por presentar un eje central fistuloso. Sin embargo, *Usnea pectinata*, perteneciente a este grupo, presenta un eje sólido (Ohmura 2001, 2002), por lo que la caracterización morfológica de este clado es considerada ambigua. *Dolichousnea* presenta pseudocifelas anulares y un grueso hipotecio (Ohmura 2001), aunque se necesita incluir más especies en los estudios moleculares para ver si estos caracteres son verdaderamente sinapomórficos. *Neuropogon* es monofilético y grupo hermano del clado de *Usnea*. Incluye a especies con una pigmentación cortical oscura, discos de los apotecios ennegrecidos y un córtex tipo-*sphacelata* (Ohmura & Kanda 2004). Son especies exclusivamente saxícolas con un patrón de distribución diferenciado, apareciendo únicamente en regiones polares y en altitudes elevadas de zonas templadas y tropicales (Lumbsch & Wirtz 2011). Existen algunas especies denominadas “neuropogonoides”, que se encuentran anidadas dentro del clado *Usnea*, pero que comparten ecología y morfología con las especies del clado *Neuropogon*. Los caracteres “neuropogonoides” parecen ser adaptaciones a las duras condiciones ambientales en las zonas en las que habitan y es probable que dichas adaptaciones hayan surgido varias veces de forma independiente a lo largo de la evolución como respuesta a condiciones ecológicas similares (Wirtz *et al.* 2006). El clado *Usnea* está fuertemente soportado y comprende al mayor número de especies. Truong *et al.* (2013b) lo subdividen en al menos cuatro clados bien apoyados y nombrados como *Usnea*-1, *Usnea*-2, *Usnea*-3 y *Usnea*-4. *Usnea*-1 se compone de un pequeño grupo de especies caracterizadas por presentar una distribución restringida a los Andes neotropicales, incluyendo aquí una especie “neuropogonoide”. *Usnea*-2, grupo que incluye a *Usnea florida*, la especie tipo del género, se corresponde con la sección *Usnea* descrita por Ohmura (2002, 2001). Aunque este clado está bien apoyado, las relaciones entre especies están poco resueltas. Este puede ser un caso de rápida radiación evolutiva, aunque se necesitan estudios adicionales que puedan corroborar esta hipótesis preliminar. *Usnea*-3 incluye a un pequeño grupo de especies de amplia distribución, caracterizadas por producir las ramas a partir de un mismo punto. Este carácter es altamente homoplásico y se ha adquirido y perdido repetidas veces a lo largo de la historia evolutiva de este género (Truong *et al.* 2013b). Por último, *Usnea*-4 incluiría a especies de la sección *Ceratinae* descrita por Ohmura (2001, 2002). Probablemente la mayor diversidad del género se encuentra dentro de este clado, pero la resolución de sus componentes es muy baja.

Casi todos los caracteres de importancia taxonómica para la delimitación de *Usnea* son homoplásicos y por ello resultan inadecuados para describir subdivisiones genéricas. Sin embargo, la combinación de estos caracteres ha demostrado ser un buen discriminador para la delimitación de especies y la mayoría de las especies circunscritas a partir de conjuntos de caracteres fenotípicos son monofiléticas. El relativamente pequeño número de especies estudiadas hasta el momento puede explicar la escasa resolución existente dentro de algunos clados (Truong *et al.* 2013b).

El concepto de especie en el género *Usnea*: contexto histórico

En su monografía de *Usnea*, Motyka (1936–1938) describió 451 especies y numerosas entidades infraespecíficas. Su trabajo es muy tipológico, para él un carácter equivalía a una especie. Además, estuvo muy influenciado por criterios geográficos estrictos, consideraba que una misma especie no podía estar presente en varios continentes. Como consecuencia, Motyka describió un gran número de taxones, muchos de los cuales han sido reducidos posteriormente a la sinonimia. Sin embargo, su obra sigue siendo un punto de referencia en los estudios taxonómicos y nomenclaturales del género (Clerc 1997).

Asahina (1956, 1954) introdujo, como caracteres útiles en la taxonomía de *Usnea*, el uso de los patrones de ramificación, el tratamiento numérico de la proporción de córtex, médula y eje central (tomando las medidas en sección transversal) y el estudio de las sustancias liquénicas por medio de la micro-cristalización y la cromatografía en papel. Consideró que las diferencias químicas intraespecíficas eran causadas por diferencias genéticas, otorgándoles muchas veces el rango de subespecie.

Mediante sus estudios en el este de África, Swinscow & Krog (1979, 1978, 1976a y b, 1975, 1974) fueron los precursores del tratamiento moderno de este género. Reconocieron la importancia de la variación intraespecífica y consideraron los distintos morfotipos, entre los que se observaban formas de transición, como una misma especie. Además fueron los primeros en valorar de forma sistemática el contenido en sustancias liquénicas de las especies, extendiendo el uso de la cromatografía en capa fina (TLC) en los líquenes, de acuerdo con los criterios de Culberson & Kristinsson (1970).

En Europa, los tratamientos modernos del género *Usnea* comenzaron con los trabajos de Clerc (1994, 1992, 1991a y b, 1987b, 1984a y b). Este autor mejoró la técnica del cálculo de la proporción entre córtex, médula y eje central tomando las medidas en sección longitudinal. Desde entonces, este método se utiliza habitualmente en la delimitación de especies del género. Además, estableció un criterio preciso a la hora de delimitar especies, seleccionando caracteres diagnósticos más estables y defendiendo la importancia de estudiar numerosos especímenes, tanto en el campo como en colecciones de herbario, para poder entender la variación intraespecífica de los taxones.

La importancia de la anatomía del córtex fue reconocida por Ohmura (2002, 2001) en la identificación de clados dentro de *Usnea*. Distinguió cuatro tipos de córtex basados en el tipo y orientación de las hifas, grosor de la pared celular y grosor del lumen de las hifas corticales comparados con el de las medulares. Estos caracteres han demostrado correlación con estudios filogenéticos inferidos a partir de datos moleculares.

Pese a que algunos autores (Vareschi 2001; Bystrej 1994) han continuado con la tradición de Motyka, actualmente se tiende a aplicar un concepto de especie basado en la utilización de varios caracteres y poniendo especial énfasis en la variabilidad morfológica, anatómica y química de cada especie (Clerc 1998, 1997, 1987a, 1984a; Clerc & Herrera-Campos 1997; Halonen *et al.* 1998; Herrera-Campos *et al.* 1998). Por ello, la mínima condición para que una población o grupo de poblaciones sea considerada una buena especie, es que posea una correlación entre al menos dos caracteres que se postulan como independientes. En consecuencia cada especie de *Usnea* es una combinación de caracteres morfológicos, anatómicos y químicos sin, o muy excepcionalmente con, formas intermedias con otras especies (Clerc 1998). Es evidente que un prerrequisito para aplicar esta vía, es conocer las especies del género, conocer adecuadamente los caracteres que presentan y distinguir entre aquellos que están fuertemente influenciados por factores ambientales y los que no, para lo cual es importante tanto el trabajo de campo como el estudio exhaustivo de numerosos ejemplares distintos.

Desde la monografía de Motyka, se han realizado numerosas revisiones taxonómicas: en Europa (Clerc 2011a, 1987b; Törra & Randlane 2007; Fos & Clerc 2000; Halonen *et al.* 1999), Macaronesia (Clerc 2006), Norteamérica (Clerc 2007; Herrera-Campos *et al.* 2001, 1998; Halonen *et al.* 1998), Sudamérica (Truong *et al.* 2013a, 2011; Truong & Clerc 2013, 2012; Rodríguez *et al.* 2011), África (Swinscow & Krog 1979, 1978), Asia (Jayalal *et al.* 2013; Ohmura 2012, 2001; Ohmura *et al.* 2010; Lin 2007), India (Shukla *et al.* 2014; Awasthi 1986), Australia (Stevens 2004, 1999) y regiones polares (Wirtz *et al.* 2012, 2008; Seymour *et al.* 2007; Walker 1985). A pesar de los estudios ya realizados, *Usnea* sigue siendo un género particularmente difícil. Esto se debe a que es extremadamente variable y como consecuencia nos podemos encontrar con que ecofenotipos de la misma especie pueden parecer radicalmente diferentes, lo que ha conducido a la descripción de numerosos de estos fenotipos como especies distintas, contribuyendo de esta manera a una caótica situación en la taxonomía del género. Además, la delimitación de las especies en hongos liquenizados es aún difícil, debido a la presencia de especies crípticas y al estatus filogenético de los llamados “pares de especies”. En ambos casos, los datos moleculares y morfológicos parecen estar pobremente correlacionados (Crespo & Pérez-Ortega 2009). Este parece ser también el caso de *Usnea* (Kelly *et al.* 2011).

Caracteres morfológicos y anatómicos en *Usnea*

En la taxonomía de *Usnea* es de suma importancia la selección de los caracteres morfológicos que van a emplearse y diferenciar entre aquellos que están fuertemente influenciados por factores ambientales y los que no. A lo largo de los años se ha estandarizado el uso de una serie de caracteres anatómicos y morfológicos con valor diagnóstico, lo que permite una estabilización en la circunscripción de especies (Truong & Clerc 2013; Clerc 2011b; Truong *et al.* 2011; Herrera-Campos *et al.* 2001, 1998; Ohmura 2001; Clerc 1998; Clerc & Herrera-Campos 1997; Clerc 1987a). Los caracteres más importantes empleados en la delimitación de especies de *Usnea* son los siguientes:

- Patrón de ramificación
- Color de la base
- Pigmentación del talo y de la base

- Forma de las ramas y artejos
- Forma de las ramas secundarias en el punto de inserción
- Presencia y tipo de fisuras anulares en la base y en las ramas
- Superficie del córtex, con o sin fovéolas, máculas y/o pseudocifelas
- Papilas y tubérculos
- Fibrillas y fibérculos
- Estructuras de propagación vegetativa, los soralios y los isidiomorfos
- Valores del índice CMA, porcentajes relativos del córtex, médula y eje central, en sección longitudinal

Los apotecios del género *Usnea* son de tipo lecanorino y presentan fibrillas bien desarrolladas. Los ascos son claviformes y contienen ocho esporas simples, hialinas y elípticas. Estos caracteres son uniformes a lo largo de todo el género y no resultan útiles para discriminar entre especies (Ohmura 2012).

El córtex es prosoplectenquimático, con células muy aglutinadas. Ohmura (2001) y Ohmura & Kanda (2004) llevaron a cabo una serie de estudios detallados sobre la anatomía del córtex en el género *Usnea* y describieron 5 tipos de plecténquimas corticales en función del tipo de hifas, su organización y su grado de aglutinación (Barreno & Rico 1984).

El color del córtex varía entre el amarillento y el verde grisáceo o glauco, con todas las transiciones posibles, y se debe a la concentración de ácido úsnico (Clerc 1998). En ocasiones aparece una coloración rojiza, debida a un pigmento desconocido. Ohmura (2001) demostró que, en el caso de *Usnea rubicunda* y *U. rubrotincta*, este pigmento es secretado dentro de las paredes celulares de las hifas corticales. También pueden aparecer pigmentos en la médula o en el eje central. La naturaleza de estos pigmentos es desconocida, y se precisan investigaciones microscópicas y bioquímicas para caracterizarlos y clasificarlos con mayor exactitud. Pese a todo, el tipo de pigmentación es un carácter de gran importancia taxonómica y ha sido ampliamente usado en la delimitación de especies (Truong & Clerc 2012; Truong *et al.* 2011; Fos & Clerc 2000; Clerc 1998; Herrera-Campos *et al.* 1998; Swinscow & Krog 1979).

La presente tesis sigue el concepto de especie y las definiciones de los caracteres morfológicos y anatómicos descritos por Clerc (1998) y colaboradores en este trabajo y posteriores. La importancia y variación de estos caracteres se describe en el capítulo sobre morfología y anatomía de *Usnea*. Las especies se describen de acuerdo con estos caracteres que han sido evaluados en función de los resultados filogenéticos (Ver capítulo sobre filogenia y sobre descripción de las especies).

Las sustancias liquénicas en el género *Usnea*

Los líquenes son capaces de producir una amplia gama de metabolitos que incluyen compuestos muy variados. Pueden distinguirse dos grupos principales de compuestos: los metabolitos primarios, intracelulares, que incluyen proteínas, aminoácidos, polioles, carotenoides, polisacáridos y vitaminas, y los metabolitos secundarios, extracelulares. La mayoría de los compuestos intracelulares no son específicos de líquenes y aparecen en diversos grupos de hongos de vida libre y en las plantas (Hale 1983). Los compuestos extracelulares son producidos principalmente por el elemento fúngico del líquen. Estos

productos se depositan en la superficie de las hifas y son característicos de la simbiosis líquénica (Nash III 2008a). Actualmente se conocen alrededor de 800 metabolitos secundarios en los líquenes, todos ellos de origen fúngico; la mayoría son exclusivos de estos organismos, y únicamente unos pocos aparecen también en otros grupos de hongos o en las plantas (Luo *et al.* 2009; Huneck 1999; Huneck & Yoshimura 1996).

En proporción, los metabolitos secundarios puede llegar a representar el 30% del peso seco de un líquen (Molnár & Farkas 2010; Solhaug *et al.* 2009). Para unos organismos de crecimiento tan lento como los líquenes, la síntesis de elevadas cantidades de compuestos como estos, energéticamente caros, debe tener algún valor. Existen varias hipótesis que ofrecen una posible explicación a la extremadamente elevada producción de dichas sustancias. Entre las posibles funciones de los metabolitos secundarios de los líquenes destacan: su eficacia como antibióticos (Rankovic' & Mišic' 2008; Rankovic' *et al.* 2008), su efecto regulador del crecimiento sobre el de otros organismos (Macías *et al.* 2007; Lawrey 1995, 1986; Nishitoba *et al.* 1987), su tolerancia a la acidificación (Hauck *et al.* 2009), la protección ofrecida contra la excesiva radiación ultravioleta (Nybakken & Gauslaa 2007; Solhaug & Gauslaa 1996) y la resistencia a la depredación (Asplund & Gauslaa 2008; Nimis & Skert 2006; Gauslaa 2005; Pöykkö *et al.* 2005).

Los micobiontes que han perdido la liquenización también pueden sintetizar compuestos líquénicos secundarios en condiciones de cultivo (Fazio *et al.* 2007; Culberson & Armaleo 1992), aunque también pueden producir sustancias que difieren de los metabolitos encontrados en la simbiosis (Yoshimura *et al.* 1994). Varios linajes de *Ascomycota* formados exclusivamente por hongos no liquenizados y que derivan de ancestros simbiotes, producen antibióticos y micotoxinas de utilidad para el ser humano, como es el caso de *Aspergillus* y *Penicillium*. Es probable que durante la pérdida de la liquenización, varias rutas biosintéticas resultasen modificadas hacia la formación de nuevos metabolitos secundarios (Lutzoni *et al.* 2001).

Nylander (1866) fue el que utilizó por primera vez un dato químico para la diferenciación de los taxones de líquenes. Al aplicar sobre los talos diferentes reactivos, KOH o CaClOH, aquellos tomaban distintas coloraciones, de tal forma que se pudieron formar grupos de líquenes con diferentes grupos de compuestos según su reacción, comprobando su presencia a partir de las características de su coloración. Asahina (1934) introdujo una nueva prueba de coloración, PD, desarrollando también una serie de técnicas de microcristalización. Asahina & Shibata (1954) publicaron la primera relación de componentes químicos de líquenes que, junto con el desarrollo de nuevas técnicas de análisis (cromatografía en papel), ayudaron al reconocimiento de las diferentes sustancias líquénicas. En la década de los setenta, se empezó a aplicar al estudio de la química de los líquenes la técnica de cromatografía en capa fina (TLC), cuya estandarización (Culberson & Kristinsson 1970), permitió una importante simplificación en los análisis de los compuestos secundarios, llegando a ser este método el más utilizado por los liquenólogos. Culberson (1972) propuso la cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) para la separación de los metabolitos secundarios, la cual permite obtener datos sobre las relaciones cuantitativas entre las diferentes sustancias, así como posibilitar la detección de compuestos en muy bajas concentraciones (Manrique 1989). Finalmente, la utilización de la espectrometría de masas (MS) y otras técnicas, han permitido en la actualidad una gran precisión, no solo en la detección de las sustancias líquénicas, sino también en la

determinación de las estructuras de las mismas, afianzando así su identificación (Huneck & Yoshimura 1996).

Las sustancias liquénicas han sido ampliamente usadas en la taxonomía de líquenes (Hawksworth 1976; Culberson WL 1969) y son especialmente útiles en los grupos en los que hay escasos caracteres morfológicos disponibles. Los metabolitos secundarios han sido empleados en diversos trabajos como caracteres taxonómicos discriminantes en el rango de especie (Pino-Bodas *et al.* 2010; Lumbsch 1998; Serriñá 1993; Arroyo 1993) siempre y cuando estén correlacionados con otros caracteres independientes. Sin embargo en la mayoría de los casos se les ha considerado más útiles para definir grupos sistemáticos de mayor rango (Blanco *et al.* 2004; Elix 1993). En el caso de *Usnea*, la presencia constante de ácido úsnico en el córtex sirve como carácter taxonómico. Además, a partir de los trabajos de Swinscow & Krog (1979, 1978, 1976a y b, 1975, 1974), el estudio de las sustancias liquénicas se ha convertido en trabajo de rutina a la hora de diferenciar las especies de *Usnea*.

Las especies del género *Usnea*, comúnmente denominadas “barbas de capuchino” o “musgo de los árboles”, producen siempre ácido úsnico en el córtex (Ohmura 2001). Esta sustancia presenta actividad antimicrobiana y ha sido ampliamente utilizada, en Asia, África y Europa, con fines medicinales, para aliviar el dolor y controlar la fiebre. Se cree que *Usnea barbata* fue empleada por Hipócrates para el tratamiento de afecciones urinarias y *Usnea longissima* fue usada en China como expectorante y en la curación de heridas abiertas (Ingólfssdóttir 2002). En las épocas griega y romana ya se aprovechaban sus beneficiosas propiedades. Andrés Laguna (1555: 28–29) nos habla e ilustra en su *De Materia Medica*, traducción comentada al español del clásico de Dioscórides, del “musco de los arboles” (Fig. 2):

“Este Musco que aquí propone Dioscorides, no es otra cosa, sino aquella yerva entricada, y muy cana, que a manera de vello, crece sobre los arboles, y principalmente sobre los robles, y pinos, llamada en algunas partes de España Musgo. La qual tiene aquesta virtud: que bevido el vino de su infusión, provoca luego un profundísimo sueño. Del resto conforta el estomago, reprime el vomito, restaña el fluxo del vientre, faze muy buen anhelito, restituye notablemente el apetito perdido, y en summa es una cordial medicina.”



FIG. 2. Ilustración de *Usnea* extraída del libro “De Materia Medica”, traducción de Laguna.

En las boticas, el musgo de los árboles se vendía bajo del nombre de *Usnea*, puesto que así lo denominaban los árabes (قشأ = Ušna). En España ha sido usado por sus propiedades antibióticas y como secante y antiséptico para las grietas y escoceduras de los pies (Font i Quer 1983).

El ácido úsnico se encuentra en el córtex de todos los ejemplares de *Usnea* y su función es la de proteger al talo de la excesiva radiación ultravioleta (Nybakken & Gauslaa 2007). Es el responsable de su coloración amarillenta y las variaciones en su concentración se reflejan en variaciones en la coloración de los talos. De esta forma los talos expuestos a una fuerte insolación son de un color amarillento, mientras que los que se encuentran en situaciones de sombra son de color verde grisáceo o glauco, reflejando probablemente la escasa concentración de ácido úsnico en el córtex (Clerc 1998).

La médula muestra una mayor variedad en compuestos secundarios. La mayoría de las sustancias son depsidonas del β -orcinol (*e. g.* ácidos salacínico, estíctico, protocetrárico, psorómico, etc.) o dépsidos del β -orcinol (*e. g.* ácidos tamnólico, escumático, barbático, atranorina, etc.). También pueden aparecer una serie de ácidos grasos (*e. g.* ácidos bourgeánico, complejo del ácido murólico, etc.). Los triterpenoides han sido citados en Norteamérica (Halonen *et al.* 1998), este de Asia (Ohmura 2001) y Sudamérica (Truong *et al.* 2013). Estos metabolitos son detectados bajo la luz ultravioleta tras calentar las placas de TLC y son a menudo confundidos con los ácidos grasos. Parecen ser frecuentes en el material sudamericano y útiles para diferenciar determinadas especies (Truong *et al.* 2011).

A partir de los trabajos de Swinscow & Krog (1979, 1978, 1976a y b, 1975, 1974), el estudio de las sustancias líquénicas se ha convertido en trabajo de rutina a la hora de determinar las especies. La caracterización de los compuestos secundarios resulta de gran ayuda en la identificación de los ejemplares de *Usnea*, ya que la mayoría de los taxones son muy variables y muchos de los caracteres morfológicos pueden solaparse entre diferentes especies. Muchas especies de *Usnea* pueden expresar diferentes quimiótipos, estas razas químicas pueden aparecer juntas en la misma localidad (Halonen *et al.* 1999). El estudio y caracterización de las sustancias líquénicas del género *Usnea* en la Península Ibérica se discute en el capítulo sobre metabolitos secundarios.

Ecología y distribución de las especies de *Usnea*

El género *Usnea*, incluyendo a *Neuropogon*, está presente en todos los continentes, desde las regiones polares, incluyendo la Antártida, a los bosques tropicales. Su diversidad es menor en las zonas áridas y árticas que en las regiones más húmedas de latitudes templadas (Halonen *et al.* 1998). Incluye especies corticícolas y saxícolas (Clerc & Herrera-Campos 1997; Walker 1985) y la mayoría son aerohigrófilas y fotófilas, apareciendo en lugares húmedos y relativamente expuestos (Halonen 2000) (FIG. 3). Es especialmente sensible a la contaminación atmosférica, por lo que sus especies tienden a desaparecer de los núcleos urbanos y de zonas industriales (Hawksworth & Rose 1976), como consecuencia, a menudo son usados como bioindicadores. Algunas especies están seriamente amenazadas, como es el caso de *Usnea longissima* en Europa, debido principalmente al exceso en las actividades forestales en los hábitat en que vive (Esseen *et al.* 1981). En la Península Ibérica, es un género muy frecuente en todo el territorio.



FIG. 3. Hábitat del género *Usnea* en la Península Ibérica.

Existen muy pocos estudios sobre la distribución de los distintos taxones de este género, y en todos los casos están basados únicamente en registros de presencias, como son los datos incluidos en las floras. La extensión real de los territorios ocupados por los diferentes taxones es desconocida y siempre se ha inferido de una forma un tanto intuitiva. Por ejemplo, *Usnea glabrata* es considerada una especie circumpolar, que se extiende por regiones boreales, templadas y mediterráneas del hemisferio norte, pero no es una especie frecuente (Clerc 2011a). Otros taxones se consideran endémicos de regiones geográficas pequeñas, como es el caso de *Usnea acanthella*, restringida a elevadas altitudes de los Andes Neotropicales (Truong *et al.* 2013a). Sin embargo, muchas especies que se consideraban exclusivas de una región, han sido halladas posteriormente en lugares muy distantes, como es el caso de *Usnea cristatula*, que únicamente había sido citada en México y que ha sido recientemente hallada en la Península Ibérica (Clerc 2011a).

Se han llevado a cabo estudios un poco más exhaustivos, tratando de vincular la presencia de ciertos taxones a determinadas condiciones ambientales, como por ejemplo el llevado a cabo por Halonen *et al.* (1998), en el que se correlaciona el hábitat ocupado por los taxones en un área restringida con determinados elementos climáticos. De esta forma y de acuerdo con su experiencia personal y no sistematizada (*cf.* Halonen *et al.* 1998), define cuatro zonas

biológicas: híper marítima, marítima, montana interior y boreal, dentro de las cuales es más probable que aparezcan o no los distintos taxones de *Usnea*. Fos & Clerc (2000) realizaron un estudio sobre el género *Usnea* en el que estudiaban las especies que aparecían en los puntos de muestreo realizados a lo largo de los diferentes alcornocales ibéricos.

El conocimiento de la distribución de las especies nos permite utilizar herramientas integradoras entre la sistemática y la ecología y, por consiguiente, indispensables para la evaluación de la biodiversidad. Los modelos de distribución de especies permiten identificar los sitios adecuados para la supervivencia de las poblaciones de una especie por medio de la identificación de sus requerimientos ambientales y posibilita proyectar, a nivel geográfico, el área potencial que ocupa dicha especie (Soberon & Nakamura 2009). En el presente trabajo, se han realizado modelos de distribución de especies basados en un conjunto de variables ambientales independientes para predecir la idoneidad de una especie determinada en un área o áreas donde los datos acerca de su presencia son escasos o inexistentes. Asimismo se ha calculado la riqueza de especies del género *Usnea* a lo largo del territorio ibérico.

Objetivos

Objetivos

El género *Usnea* es de gran complejidad morfológica y química, además, tiene una alta plasticidad fenotípica, dificultando todo ello la delimitación de sus especies y hasta el momento no ha permitido conocer con exactitud la diversidad que este género presenta en nuestro entorno. Esto nos ha llevado a que los objetivos de la memoria hayan ido variando conforme fluía la información obtenida.

El primer objetivo que se planteó al iniciar este trabajo, fue llevar a cabo un amplio estudio del género *Usnea* en base a materiales procedente de los diferentes herbarios, que nos permitiera abordar el conocimiento de las especies tanto desde el punto de vista morfológico como químico, y aportar nuevos datos para la fiabilidad de las determinaciones taxonómicas.

Dada la problemática del género al que nos enfrentábamos, comenzamos también a hacer nuestras propias recolecciones intentando realizar un muestreo lo más amplio y representativo posible de la Península Ibérica. El trabajo de campo fue exhaustivo, ya que examinando pocos especímenes es imposible tener un conocimiento de la plasticidad real que muestran las especies, por ello en muchos casos se ha necesitado estudiar gran cantidad de ejemplares, química y morfológicamente, antes de tomar decisiones acerca de la delimitación de las especies.

A medida que el trabajo iba avanzando, los resultados reflejaban que a la variabilidad morfológica que ya se sabía que caracterizaba a las especies de este género, se añadía una variabilidad química intraespecífica, la cual podía coincidir o no con los datos disponibles de la literatura consultada. Todo ello ha provocado la injustificada descripción de nuevos taxones en numerosas ocasiones y por parte de diferentes autores, por lo que era necesaria una revisión del material y como consecuencia también una revisión nomenclatural.

El amplio estudio químico realizado nos permitió ir conociendo todos los metabolitos secundarios que podían estar presentes en las especies de *Usnea* así como aquellos que resultaban ser de gran especificidad. En este sentido, la presencia de algunas de estas sustancias líquénicas resultaba determinante para delimitar algunos taxones. Sin embargo, otras sustancias caracterizaban a grupos de especies y era preciso incorporar nuevos datos.

Ante la variabilidad morfológica y química de muchas de las especies de *Usnea* y la dificultad de establecer una clasificación más natural con todos estos datos, el paso lógico siguiente fue estudiar sus relaciones filogenéticas mediante técnicas moleculares y tratar de valorar la variabilidad química y morfológica en relación a las relaciones de parentesco de las poblaciones.

Por otro lado, y aprovechándonos de las nuevas técnicas de modelización ecológica, intentamos establecer modelos de distribución de los taxones estudiados en la Península Ibérica.

Así pues, en este estudio se reúnen junto a los datos morfológicos y químicos, datos anatómicos, ecológicos y filogenéticos, que pretenden explicar la variación de las poblaciones y posibiliten una más exacta delimitación de las especies.

El objetivo general de esta memoria ha consistido, por tanto, en tratar de resolver los problemas sistemáticos y nomenclaturales del género *Usnea* en la Península Ibérica, teniendo en cuenta sus caracteres morfológicos, químicos, distribucionales y moleculares, con el fin

último de elaborar una taxonomía integrada y revisada del grupo. Trataremos, por tanto, de integrar todos los datos analizados pero con una base fundamentalmente filogenética.

En resumen, los objetivos concretos que nos proponemos con este trabajo son:

- El estudio de la diversidad de especies de *Usnea* de la Península Ibérica, llevando a cabo un tratamiento taxonómico integrado.
- El análisis detallado de los caracteres morfológicos y químicos de las especies de *Usnea* para su uso como caracteres discriminantes.
- La inferencia de las relaciones filogenéticas entre las entidades del género *Usnea* que encontramos en la Península Ibérica.
- El análisis de las relaciones entre las especies y la evaluación de la variabilidad química y morfológica en relación a los datos moleculares y su uso en la delimitación de los taxones
- El estudio de la relación entre los factores ecológicos y la variabilidad intraespecífica tanto morfológica como química, tratando de establecer con ello modelos de distribución ecológica de las especies de *Usnea* y una valoración para la mejor delimitación de las especies.
- La caracterización del género *Usnea* en la Península Ibérica, aportando la descripción detallada de cada especie, su revisión nomenclatural y las claves de identificación.
- La contribución, con una monografía del género *Usnea*, a la Flora Liqueológica Ibérica, aportando una ayuda a los liquenólogos para solucionar la gran cantidad de problemas que surgen en la correcta determinación de los especímenes, dada la complejidad de este género.

Materiales y métodos

Materiales y métodos

Para la realización de la presente memoria doctoral se han estudiado un total de 2905 especímenes de *Usnea*, de los cuales 1396 proceden de recolecciones propias y el resto de diversos herbarios y colecciones personales. La mayor parte de los ejemplares son originarios de la Península Ibérica e Islas Baleares, aunque también se estudiaron ejemplares de otras regiones del mundo para su comparación. Los herbarios cuyo material de *Usnea* fue estudiado han sido los siguientes (acrónimos de acuerdo con Thiers B. [continuously updated]. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>): BCN, G, H, JACA, LEB, MACB, MAF, MA, MUB (el herbario de líquenes se ha trasladado a BCC), PO, SALA, SANT, SEV, VAL, y los herbarios personales de Silvia Ortega Ponte (Madrid, Hb. Ortega), Dr. Javier Etayo Salazar (Pamplona, Hb. Etayo) y Dr. Francisco Sarrión Conde (Madrid, Hb. Sarrión). Queremos destacar la aportación del trabajo previo de Silvia Ortega Ponte, que fue quien comenzó el estudio de este género en la PI, tanto desde el punto de vista morfológico como químico.

Al ser las especies de *Usnea* fundamentalmente corticícolas, las recolecciones fueron siempre efectuadas al azar en zonas arboladas y boscosas. Durante las mismas se trató de abarcar todo el territorio peninsular, incluyendo los principales tipos de bosques ibéricos. Una parte del material recolectado mediante este sistema no estaba bien desarrollado o estaba dañado, pero pese a la dificultad que entraña su correcta identificación permite obtener una valiosa información sobre la variación morfológica y química de las diferentes especies (Clerc 1998).

Para los estudios moleculares realizados, se han seleccionado especímenes representativos con las siguientes características: ejemplares no deteriorados, sin otros hongos que los parasiten, sin alteraciones por parte de los insectos (sin puestas, sin larvas, etc.), con los talos bien desarrollados, en los cuales los caracteres estuviesen bien representados y procurando abarcar toda la variabilidad, tanto morfológica como química y ecológica, de las distintas especies estudiadas. Hemos elaborado una base de datos con todos los especímenes estudiados, empleando para ello el programa HERBAR (Pando *et al.* 1994–2010).

La conservación del material se realizó desecando las muestras a temperatura ambiente. Cada ejemplar fue guardado en un sobre y etiquetado indicando el lugar de procedencia, coordenadas geográficas, altitud, hábitat, tipo de vegetación, fecha de recolección, recolector o recolectores, así como, en su caso, los códigos de extracción de metabolitos secundarios y de ADN. Todo ello bajo el número de herbario correspondiente. El material recolectado por nosotros, será depositado, en los herbarios MACB y MAF–Lich.

Se puede consultar todo el material en el apartado “Especímenes estudiados”. Aquí figuran todos los pliegos estudiados, con su correspondiente número de herbario y bajo el nombre resultado de nuestra investigación. Hay numerosos pliegos en los cuales se incluyen varios especímenes, que han sido analizados por separado (con su correspondiente código en el interior) y separados en un pliego distinto, en el caso de resultar diferentes (química, morfológica o molecularmente).

Análisis morfológicos y anatómicos

Para la delimitación de las especies ibéricas estudiadas, hemos seguido los conceptos que de ellas tienen los siguientes autores: Clerc (1987a, 1987b, 1998), Clerc & Herrera–Campos (1997), Halonen *et al.* (1998), Halonen (2000), Herrera–Campos *et al.* (1998, 2001), Ohmura (2001, 2012), Truong *et al.* (2013a, 2011) y Truong & Clerc (2012).

El estudio morfológico y anatómico se realizó empleando un microscopio estereoscópico Nikon SMZ 745T y un microscopio óptico Nikon Eclipse 50i. El porcentaje del grosor del córtex/médula/eje central cada una de las capas (CMA) fue calculado según el método de Clerc (1987b). Las medidas fueron tomadas en sección longitudinal, a un aumento 40x en el microscopio óptico, en la parte más gruesa de las ramas principales, pero nunca en la base. El cálculo del porcentaje se realizó siguiendo la siguiente fórmula: $C = (c_1 + c_2)/2$, $M = (m_1 + m_2)/2$, $B = 2C + 2M + A$, $\% C = (C/B) \times 100$, $\% M = (M/B) \times 100$, $\% A = (A/B) \times 100$ (FIG. 1). Los valores extremos, cuando representan menos del 10% de las medidas, se colocan entre paréntesis.

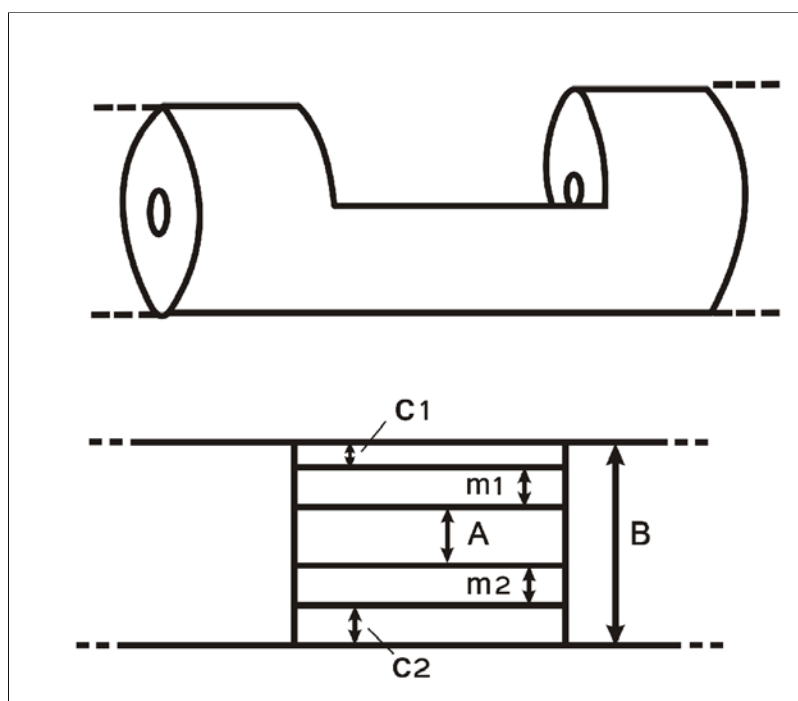


FIG. 1. Sección longitudinal de la parte más gruesa de la rama principal. c_1 , c_2 , córtex; m_1 , m_2 , médula; a , eje, b , anchura total de la rama. Extraído de Clerc (1987b).

Las preparaciones de talo o apotecios, tanto para el cálculo del CMA como para los test químicos, se realizaron a mano alzada con una cuchilla de afeitar, bajo el microscopio estereoscópico y fueron observadas en agua o con los reactivos habituales que figuran en el apartado metabolismo secundario.

Se han elaborado una serie de ilustraciones de los caracteres más representativos de los ejemplares estudiados. Para ello se usó una cámara clara acoplada al microscopio óptico. Además se han tomado imágenes, tanto de los ejemplares completos como de diversos detalles, mediante una cámara ProGres Digital CT5 Color, acoplada mediante adaptadores tanto al microscopio óptico como al microscopio estereoscópico.

Metabolismo secundario

Para el análisis químico de la totalidad de los ejemplares estudiados se empleó la técnica de cromatografía en capa fina (TLC, *Thin Layer Chromatography*), de acuerdo con el método estandarizado por Culberson & Kristinsson (1970), Culberson *et al.* (1981) y White & James (1985). La **extracción** de las sustancias liquénicas se realizó introduciendo en viales de vidrio pequeños fragmentos liquénicos, cuidadosamente seleccionados, con unas gotas de acetona, lo suficiente para cubrir la muestra, durante 10 min. Con un capilar de vidrio se tomó el extracto acetónico y se aplicó (aproximadamente unas 10 aplicaciones por cada muestra) sobre una placa de cromatografía de Silicagel 60 F254 (MERK, Alemania) (Fig. 2). En cada placa se analizaron 36 muestras, entre las que se incluían además dos controles fijos: Atranorina (Sigma Chemical Co. A-6652) y ácido norestictico (extracto acetónico de *Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix & Lumbsch). La **separación** de las sustancias liquénicas se realizó utilizando tres sistemas de disolventes: A (150 ml de tolueno, 60 ml de dioxano, 8 ml de ácido acético), B (130 ml de hexano, 100 ml de dietiléter y 20 ml de ácido fórmico) y C (200 ml de tolueno y 20 ml de ácido acético). En casos muy concretos se emplearon también los sistemas G (139 ml de tolueno, 83 ml de acetato de etilo y 8ml de ácido fórmico), usado para diferenciar depsidonas del β -orcinol, y F (acetato de etilo/ ciclohexano 1: 1), empleado en la separación de xantonas.

Las placas ya secas, fueron examinadas bajo luz ultravioleta de 254 nm, observándose las manchas como sombras oscuras sobre un fondo fluorescente. Cada una de estas manchas se marcó con un punto en el centro de las mismas. Antes del revelado de las placas, éstas se rociaron previamente con una fina capa de agua corriente hasta que quedaron translúcidas, con el objetivo de detectar posibles ácidos grasos. Las placas se dejaron secar lentamente y, cuando había ácidos grasos, éstos aparecían como manchas opacas contra el fondo húmedo y brillante. Antes de que las placas se secasen completamente, éstos fueron marcados dibujando una línea discontinua.

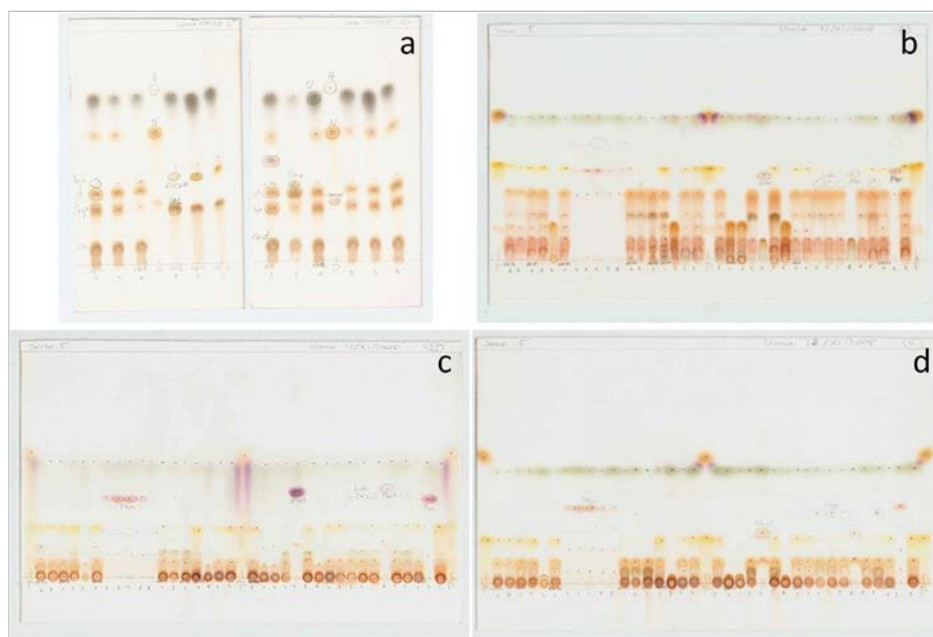


FIG. 2. Placas de TLC. **a.** Separación del ácido salicícnico y el complejo del ácido estictico en el sistema G; **b, c y d,** Separación de diversos dépsidos y depsidonas en los sistemas A, B y C respectivamente.

El **revelado** de las placas se realizó pulverizándolas con ácido sulfúrico al 10% en agua destilada y finalmente se introdujeron en una estufa a 110 °C durante unos 5-10 min aproximadamente, o hasta la total aparición del color.

El cálculo del Rf y sus clases se realizó de acuerdo con lo descrito por C.F. Culberson & Kristinsson (1970) y una vez conocidos estos parámetros así como el color de las manchas tras el revelado se procedió a la identificación de las mismas mediante las tablas aportadas por White & James (1985) y Orange *et al.* (2001). Para obtener datos de todas las sustancias líquénicas detectadas así como su categoría estructural se consultó Huneck & Yoshimura (1996).

Adicionalmente se realizaron los **test químicos**, que se utilizan como primera aproximación para determinar la existencia de ciertos grupos de compuestos dentro de las sustancias líquénicas. Consisten en aplicar un pequeño volumen de un reactivo determinado sobre una porción del talo. Dependiendo del color de la reacción, se puede inferir la presencia de ciertas sustancias líquénicas (Bungartz 2002). Los reactivos se emplearon fundamentalmente sobre la médula, ya que en el género *Usnea* es donde se acumulan la mayor parte de los metabolitos secundarios, mientras que en el córtex habitualmente sólo está presente el ácido úsnico. Los reactivos empleados fueron los siguientes:

- K:** Solución al 10% de hidróxido de potasio (10 g de KOH en 100 ml de agua destilada). Produce reacciones con una coloración que varía del amarillo al rojo. Importante en la detección de depsidonas y determinados dépsidos (Orange *et al.* 2001). El ácido norestíctico se identifica fácilmente con K ya que inmediatamente tras la aplicación forma cristales microscópicos rojos.
- C:** Solución acuosa saturada de hipoclorito de calcio $\text{Ca}(\text{ClO})_2$. Alternativamente puede emplearse lejía comercial sin diluir. Produce una coloración anaranjada o roja cuando reacciona con ciertos dépsidos y xantonas. Las coloraciones naranja o roja aparecen cuando reacciona con sustancias que tienen en uno de sus anillos dos grupos hidroxilo libres en posición *meta* (Orange *et al.* 2001). Este test químico es especialmente importante en la determinación de especies con un pigmento rojo o rosado medular, ya que en dichos casos la pigmentación medular reacciona C+ amarillo KC+ anaranjado, lo cual es útil cuando la pigmentación sea difícil de apreciar.
- KC:** Algunas reacciones muy tenues con C se observan mejor si se añade inmediatamente después el reactivo K. Este reactivo da generalmente coloración roja con depsidonas como los ácidos fisódico, alectorónico o lobárico.
- Pd:** También conocido como P o PD. Solución saturada de *p*-fenilendiamina en alcohol etílico al 95%, muy poco estable, por lo que se prepara en el momento, disolviendo cristales de *p*-fenilendiamina en unas gotas de alcohol. Esta solución es muy volátil y mancha la piel, la ropa y el papel. Debe usarse con precaución ya que es un probado carcinógeno. Por ello, como alternativa, se emplea la solución de Steiner (1g de *p*-fenilendiamina, 10 g de sulfito de sodio, 5 ml de detergente y 100 ml de agua), que es más estable y puede usarse durante un periodo de 3-4 meses. Reacciona amarillo o rojo con dépsidos y depsidonas que contienen grupos aldehído (Orange *et al.* 2001).

I: Solución iodada de lugol (0.5-1.5 de I, en 10% de IK) , forma complejos coloreados con ciertas clases de polisacáridos (raramente otras sustancias liquénicas), que se localizan en las paredes de las hifas y geles extracelulares (Common 1991). Nosotros sólo hemos empleado este reactivo en el caso de *Usnea longissima*, cuyo eje presenta una característica reacción I+ azul.

Filogenia molecular

Extracción de ADN

La extracción de ADN se realizó en especímenes frescos, recolectados en diferentes puntos en la Península Ibérica, con no más de 6 años de antigüedad. Con ayuda de un microscopio estereoscópico (Wild M8), pinzas de disección y unas tijeras de punta fina, se seleccionaron fragmentos del eje central de ramas sanas de cada espécimen, con el fin de minimizar el riesgo de contaminación por los fotobiontes y hongos liquenícolas. Estos fragmentos fueron colocados dentro de tubos ependorf estériles de 1.5 ml y sumergidos en 400 µl de acetona durante dos horas, con el fin de extraer los metabolitos secundarios que pudieran contener. Transcurrido este tiempo, se extrajo toda la acetona y se dejó evaporar el sobrenadante durante dos horas aproximadamente.

Para facilitar la extracción de ADN, los fragmentos de líquenes fueron pulverizados utilizando varillas de vidrio; este proceso se facilitó añadiendo una pequeña cantidad de arena estéril y sumergiendo cada ependorf en nitrógeno líquido, así, las porciones del talo se congelaban y su pulverización con mayor rapidez y facilidad. Una vez pulverizado el material, se trituró junto a 400 µl de tampón de lisis AP1 a 65° C y se incubó a temperatura ambiente durante 2 días, añadiendo 40 µl de RNAasa (solución stock 10 mg/ml⁻¹), realizando una segunda trituración al cabo de un día. Al cabo de este tiempo, se procedió a usar los tampones de extracción, para lo cual se empleó el kit comercial DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Barcelona) siguiendo las instrucciones del fabricante, aunque con pequeñas modificaciones descritas en Crespo *et al.* (2001) y Blanco *et al.* (2004).

Protocolo de extracción. Se añadieron 130 µl de tampón de precipitación P3, se agitó en un vórtex, se incubó durante 10 min en hielo y se centrifugó a velocidad máxima durante 7 min. Luego se extrajo el sobrenadante con una pipeta de 200 µl, se traspasó a una columna lila (columna QIAshredder Maxi spin) y se centrifugó a velocidad máxima durante 3 min, de manera que la mayoría de los restos y precipitados quedan retenidos en el filtro de la columna. Se recogió el líquido que traspasó el filtro, procurando no recoger el posible precipitado (pellet) que se hubiese formado, y se llevó a un nuevo ependorf rotulado al que se añadieron 1.5 volúmenes de tampón Aw1 (*i. e.* 675 µl de tampón para un volumen de líquido aproximado de 450 µl). Se pipetearon 650 µl de la mezcla sobre una columna blanca (columna DNeasy Mini Spin) situada sobre un tubo de recolección de 2 µl y se centrifugó durante 2 min a 10000 rpm. El líquido filtrado fue descartado. Se repitió el proceso con la misma columna blanca, aplicando el líquido restante y la columna fue situada en tubos de colección nuevos. Se añadieron 500 µl de tampón de lavado Aw2 y se centrifugó durante 1 min a una velocidad igual o superior a 8000 rpm. Se descartó el buffer filtrado. El proceso se repitió pero centrifugando durante 2 min a velocidad máxima, y asegurándonos de que la columna estuviese completamente seca.

Se recogieron únicamente las columnas y se pasaron a ependorf nuevos. Se añadieron 50 µl de tampón AE precalentado a 65° C y se incubó durante 5–10 min en baño maría seco. Posteriormente se centrifugó a 11000 rpm durante 2 min para separar el ADN adherido a la membrana de la columna. Esta operación se repitió agregando 50 µl más de AE y centrifugando a 13000 rpm durante 2 min. Los eluados de ADN obtenidos se separaron en dos tubos diferentes, rotulados como E1 y E2 respectivamente, con un rendimiento total de 100 µl, y se conservaron a –20° C.

Amplificación de regiones de ADN

Se han seleccionado tres regiones del ADN celular para realizar las reconstrucciones filogenéticas: el marcador ribosómico nuclear ITS y parte de los genes codificantes de proteínas *mcm7* y *rpb1*. Los cebadores utilizados para amplificar las regiones citadas mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se muestran en la TABLA 2.

La región ITS está formada por tres subregiones: ITS1 (*Internal Transcribed Spacer 1*), 5.8S (una de las partes integrantes de la subunidad 60S de los ribosomas del citoplasma en eucariotas), e ITS2 (*Internal Transcribed Spacer 2*). Esta región se seleccionó en primer lugar por su amplio uso en taxonomía micológica y liquenológica para inferir las relaciones filogenéticas de grupos muy diversos y, en especial, para tratar problemas de delimitación de especies, debido a su elevada variabilidad interespecífica. Además, la presencia de un elevado número de copias y la existencia de cebadores universales permite una fácil amplificación (Schoch *et al.* 2009).

TABLA 2. Cebadores utilizados en el presente estudio

Locus	Nombre	Secuencia (5' → 3')	Sentido	Referencia
ITS nrDNA	ITS1F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA	Directo	Gardes & Bruns (1993)
	ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	Reverso	White <i>et al.</i> (1990)
<i>mcm7</i>	X_MCM7_F	TACACYGTGATCGATGTG	Directo	Leavitt <i>et al.</i> (2011)
	MCM7–1348rev	YTTDGCACICCGGRTCWCCCAT	Reverso	Schmitt <i>et al.</i> (2009)
<i>rpb1</i>	RPB1_MH_F	ACGTCGCCGAGACCCAARA	Directo	Leavitt <i>et al.</i> (2013)
	RPB1–Crev	CCNGCDATNTCRTTRTCCATRTA	Reverso	Matheny <i>et al.</i> (2002)

La segunda región seleccionada fue una parte del gen *mcm7*, un factor de consentimiento (licencia) de replicación que se precisa para iniciar la replicación del ADN y la proliferación celular (Moir *et al.* 1982; Kearsey & Labib 1998). Este locus es adecuado para la reconstrucción de relaciones filogenéticas entre los hongos, los cebadores poseen la capacidad de amplificar una gran variedad de rangos de grupos diversos. Asimismo permite evaluar relaciones interespecíficas así como relaciones a niveles superiores (Schmitt *et al.* 2009; Raja *et al.* 2011).

La tercera región utilizada fue una parte del gen *rpb1*, gen con bajo número de copias que codifica para la subunidad mayor de la ARN polimerasa II; esta región ha demostrado utilidad para inferir relaciones filogenéticas a diferentes niveles y, a menudo, contribuye a mejorar la resolución de los nodos internos de la filogenia (Matheny *et al.* 2002).

La **amplificación** de las regiones diana del ADN se llevó a cabo mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). En todos los casos las reacciones se realizaron en un volumen final de 20 μL . En el caso de ITS la mezcla de reacción consistió en 12.1 μL de H_2O estéril, 2 μL de tampón, 0.4 μL de dNTPs (mezcla de nucleótidos), 1 μL de cada cebador (directo y reverso), 0.5 μL de polimerasa Taq y 3 μL de ADN molde procedente del eluado E2. La mezcla de reacción de *mcm7* consistió en 9.3 μL de H_2O estéril, 2 μL de tampón, 0.4 μL de dNTPs (mezcla de nucleótidos), 2.4 μL de cada cebador (directo y reverso), 0.5 μL de polimerasa Taq y 3 μL de ADN molde procedente del eluado E2. Por último, la mezcla de reacción de *rpb1* consistió en 9.3 μL de H_2O estéril, 2 μL de tampón, 0.4 μL de dNTPs (mezcla de nucleótidos), 2.4 μL de cada cebador (directo y reverso), 0.5 μL de polimerasa Taq y 3 μL de ADN molde procedente del eluado E2.

Las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR) se llevaron a cabo en un termociclador automático (Techne Progene). Las condiciones de amplificación se detallan en la TABLA 3.

TABLA 3. Programas de amplificación utilizados de las regiones ITS, *mcm7* y *rpb1*

	ITS			<i>mcm7</i>			<i>rpb1</i>		
	Nº ciclos	T (°C)	Tiempo	Nº ciclos	T (°C)	Tiempo	Nº ciclos	T (°C)	Tiempo
Desnaturalización	1	95	5 min	1	94	10 min	1	94	5 min
Amplificación	35	95	60 seg.	40	94	45 seg.	Etapa 1 6	94	60 seg.
		54	60 seg.		56	50 seg.		56–50	60 seg.
		72	90 seg.		72	60 seg.		72	90 seg.
								94	60 seg.
								72	90 seg.
Extensión final	1	72	10min	1	72	8 min	Etapa 2 30	52	60 seg.
								72	90 seg.

La visualización de los productos de la PCR se realizó por electroforesis (Fig. 7) en geles de agarosa al 1% (p/v) con tampón TAE (Sambrook *et al.* 1989) (0.02%). El gel contenía 2–5 μL de SYBR Green (Invitrogen). En los pocillos se aplicaron 4 μL de producto de amplificación. La electroforesis se llevó a cabo a 120 V por un espacio de 20 minutos para un gel de 7x10 cm. Los geles se visualizaron en un transiluminador de luz UV (Upland CA 91786 USA).

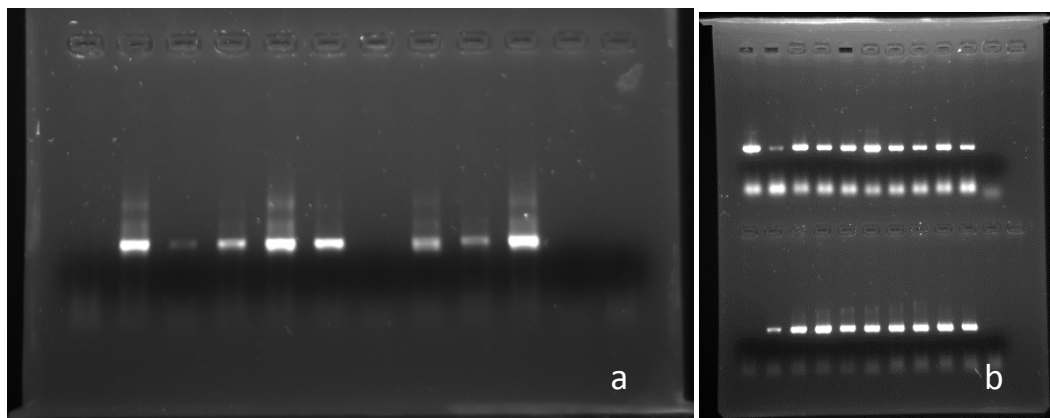


Fig. 7. Imágenes tras electroforesis en gel de agarosa durante 30 min a 100 V (para 30 ml de gel en un molde de 10 × 15 cm) de: A. extracción de ADN; B. amplificación

Purificación y secuenciación de los productos de PCR

La purificación de los productos resultantes de la amplificación por PCR se realizó utilizando el kit comercial de enzimas ExoStar (GE Healthcare). El proceso consiste básicamente en eliminar los restos de los productos de reacción de la PCR por digestión enzimática. El protocolo seguido fue el recomendado por la casa con alguna modificación: de cada producto de PCR se tomaron 7 µl y se llevaron a tubos de microcentrifuga estériles de 0.2 ml a los que se les añadió 3 µl de enzimas ExoSAP. Los tubos de microcentrifuga con la mezcla de producto de PCR y enzima fueron llevados a un termociclador automático MJ Research modelo PTC-100, donde fueron sometidos a 37° C durante 15 min, 80° C durante 30 min y enfriamiento a 4° C durante un tiempo indeterminado.

La secuenciación se realizó en el Centro de Genómica de la UCM utilizando el Kit de Reacción ABI Prism® BigDye™ Terminator Cycle Ready (Applied Biosystems), con los mismos cebadores empleados en las reacciones de PCR, secuenciados únicamente en la dirección reversa (3' a 5'). Las condiciones de las reacciones de secuenciación fueron: 94° C por 3 min, y 25 ciclos de 96° C por 10 seg, 50–55° C por 5 seg y 60° C por 4 min. Las reacciones de secuenciación se analizaron en un secuenciador de ADN 3730 (Applied Biosystems).

En total se han producido 131 secuencias nuevas, que han sido incorporadas a la base de datos del GenBank.

Alineamiento de secuencias, modelos evolutivos de sustitución de nucleótidos y análisis filogenéticos

Todas las secuencias obtenidas fueron consultadas en BLAST para una confirmación inicial de sus identidades, se revisaron con Seqman II v. 5.07 (DNASTAR Inc.) en busca de errores de lectura y se editaron manualmente empleando el programa MEGA v6.06 (Tamura *et al.* 2013). Algunas secuencias tenían intrones SSU antes de la región ITS. Dichos intrones fueron eliminados manualmente de la matriz. Los alineamientos preliminares se realizaron mediante los programas MUSCLE (Edgar 2004) y a través del servicio en línea de MAFFT (Katoh *et al.* 2002), empleando la estrategia G-INS-i y con un valor de la matriz de puntuación para secuencias de nucleótidos igual a 1PAM / $\kappa=2$. Estos alineamientos fueron visualizados y corregidos de forma manual en MEGA v 6.06 para obtener los alineamientos definitivos. Las partes desconocidas de las secuencias se completaron con "N" (missing data = N) y los eventos de inserción/delección (gaps o indels) se indicaron como "-". Las regiones ambiguas se eliminaron de forma manual, en caso de existir una sola región ambigua de localización sencilla, o utilizando el software Gblocks 0.91b (Castresana 2000) cuando existían varias zonas ambiguas, estableciendo los parámetros para ajustarse a un mínimo de restricciones y permitiendo la aparición de regiones con huecos (gaps) tan sólo a la mitad.

La selección del grupo externo se basó en filogenias previas (Ohmura 2011; Truong *et al.* 2013). Se escogieron una serie de secuencias, una especie del clado *Dolichousnea* (*Usnea longissima*) y dos especies del clado *Eumitria* (*Usnea baileyi* y *U. pectinata*). Estos clados aparecen en trabajos previos (Ohmura & Kanda 2004; Truong *et al.* 2013) como grupos hermanos del clado *Usnea*, al cual pertenecen todas las especies estudiadas.

Para evaluar si los diferentes *loci* podían combinarse en un análisis filogenético conjunto, se utilizó el test de congruencia entre las matrices de distancia o CADM (Legendre & Lapointe 2004; Campbell *et al.* 2011), basado en las matrices de distancias bi-paramétricas de Kimura

(1980). Se realizó la prueba usando la función 'CADM.global' implementada en la biblioteca "ape" de R (Paradis *et al.* 2004). Un valor de 0 en la estadística de concordancia W de Kendall, significa la completa incongruencia de los *loci*, mientras en un valor de 1 indica completa concordancia. La hipótesis nula de completa incongruencia entre las matrices de distancia del ADN fue probada con 999 permutaciones en R. Al no encontrar incongruencias entre los *loci*, los conjuntos de datos fueron ensamblados para crear una matriz combinada mediante el programa BioEdit 7.0.9.0 (Hall 1999).

Los modelos evolutivos de sustitución nucleotídica que se emplearon en los análisis filogenéticos, fueron inferidos para cada uno de los genes utilizados con el programa jModelTest v. 0.1.1 (Posada 2008), bajo el criterio AIC (Akaike Information Criterion). Este criterio compara simultáneamente todos los modelos. La verosimilitud de cada modelo es penalizada por una función del número de parámetros libres en el modelo. El IAC es un estimador asintóticamente imparcial de la cantidad de información de Kullback–Leibler, que mide la distancia esperada entre el modelo verdadero y el estimado (Posada & Buckley 2004).

Análisis de Máxima Verosimilitud

Los análisis de máxima verosimilitud (ML, Maximum Likelihood) en inferencia filogenética, buscan la filogenia que mejor se ajuste (más verosímil) a los cambios de la matriz de datos, dado un modelo evolutivo de sustitución nucleotídica determinado. En este análisis, una filogenia inicial obtenida por azar, con unos parámetros determinados (topología del filograma, longitudes de rama), se compara con la matriz y, acorde al modelo evolutivo, se calcula su verosimilitud (probabilidad de que la hipótesis filogenética inicial pueda haber generado los datos obtenidos, bajo el modelo evolutivo). En un segundo paso (generación) se introducen cambios en esta filogenia y se vuelve a calcular su verosimilitud. Si la filogenia tiene un mejor valor de verosimilitud, se acepta el cambio, de lo contrario, se rechaza. Así el análisis utiliza una búsqueda heurística de diferentes filogenias con verosimilitud creciente, hasta que el incremento de la verosimilitud para un número de generaciones dado es inferior a un determinado valor, momento en el cual termina el análisis con la mejor hipótesis filogenética que se haya conseguido encontrar. Este análisis utiliza todos los caracteres variables de la matriz.

Para estos análisis se ha utilizado el programa RAxML (Stamatakis 2006), con los parámetros por defecto, para hacer las búsquedas de las pseudorréplicas y así calcular los valores de *bootstrap*.

Inferencia Bayesiana

La reconstrucción filogenética basada en inferencia bayesiana es uno de los métodos más utilizados en la actualidad para la estimación de filogenias a partir de datos moleculares y de otros tipos. Este análisis es similar a los análisis de máxima verosimilitud (ML) con la diferencia de que los análisis bayesianos buscan el mejor conjunto de árboles que expliquen los datos con el modelo evolutivo que se está analizando, en lugar de buscar el árbol más probable como ocurre en los análisis de ML (Hall 2008). La inferencia bayesiana muestrea un conjunto de árboles con elevadas probabilidades a partir de los datos y valora las características en común entre estos árboles dando un árbol consenso final.

Se basa en la noción de probabilidades posteriores, probabilidades que son estimadas para cada clado como la suma de las probabilidades posteriores (pp) de todos los árboles que contienen dicho clado, siendo significativos los valores ≥ 0.95 de pp, obteniéndose así un árbol filogenético 50% “majority rule”. Para el análisis Bayesiano se utilizó el programa Mr. Bayes v. 3. 1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2003) que utiliza el método “Metropolis–coupled Markov Chain Monte Carlo” B/MCMC. Para explorar el espacio de parámetros se utilizan cadenas de Markov con el método de Monte Carlo, en las cuales la probabilidad de un estado se calcula con los datos de probabilidad del estado inmediatamente anterior, lo que permite la búsqueda de estados que tienen cada vez mayor probabilidad (la cadena va “escalando” hacia zonas con mayor probabilidad). En cada generación, la cadena tiende a buscar un estado con mayor probabilidad, en cuyo caso siempre se acepta el cambio, pero se aceptan también ciertos cambios a estados con menor probabilidad, dentro de unos límites (con una probabilidad proporcional al descenso), por lo que los valores de los parámetros de los estados muestreados no son únicos, sino que siguen una distribución en torno a un valor. Dado que el espacio de parámetros puede ser muy complejo, o pueden existir picos locales subóptimos de probabilidad, para una mejor exploración del mismo se utiliza el algoritmo Metropolis “coupled”, en el cual se emplea más de una cadena de Markov. Una de las cadenas es la que realiza el muestreo, y se denomina cadena fría. El resto de cadenas exploran el espacio de parámetros e intercambian periódicamente su estado con la cadena fría, si se encuentran en una zona con mayor probabilidad, y se denominan cadenas calientes. Estas cadenas exploran un espacio de parámetros con probabilidades posteriores incrementadas según un factor, lo que facilita los saltos entre picos (las cadenas calientes exploran un “paisaje más suave” que la cadena fría). Además, es habitual realizar de forma simultánea más de un análisis o carrera (*run*), comenzando por diferentes puntos del espacio de parámetros de forma aleatoria, con el objetivo de comprobar si los diferentes análisis encuentran poblaciones de filogenias similares, lo que se conoce como convergencia entre carreras. Dado que las cadenas comienzan a muestrear de forma aleatoria en el espacio de parámetros, es necesario cierto número de generaciones para que el muestreo alcance una zona estacionaria en picos de elevada probabilidad; este proceso se denomina de calentamiento o “burn-in”, y se debe excluir de análisis subsiguientes. Finalmente, para calcular el filograma de consenso, se realiza una suma de los árboles muestreados, excluyendo los empleados durante el calentamiento, y se representa en cada rama el porcentaje (normalmente en tanto por uno) de árboles que coinciden en esa rama, valor que se denomina probabilidad posterior y que sirve como estimación del apoyo de las ramas.

Este tipo de análisis es complejo y necesita de bastante tiempo debido fundamentalmente a que requiere un modelo evolutivo, sin embargo la mayor ventaja es que maximiza las probabilidades de obtener un árbol consenso que contemple todas las posibilidades para nuestro set de datos y el modelo evolutivo seleccionado, generando un árbol consenso 50% “majority-rule” que será el que ilustre los análisis filogenéticos realizados. Para optimizar los recursos informatizados, se seleccionaron previamente aquel o aquellos modelos evolutivos con un menor número de parámetros pero que, al mismo tiempo, no se ajusten significativamente peor a los datos que el modelo más complicado; para ello se ha utilizado jModelTest v2.1 (Darriba *et al.* 2012). La frecuencia de base, los valores de verosimilitud (\ln “likelihood”) y de la longitud total del árbol (TL “total tree length”) se tomaron revisando los archivos generados en Mr. Bayes con el programa Tracer v. 1.5. Los árboles filogenéticos

obtenidos se editaron empleando los programas FigTree v1.3.1 (Rambaut 2009) y CorelDRAW GS X3.

En el capítulo de filogenia molecular se especifican con mayor detalle las características de los alineamientos, modelos evolutivos de sustitución nucleotídica seleccionados y parámetros de los análisis filogenéticos utilizados, así como otras especificaciones metodológicas.

Patrones de distribución de las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica

Modelos de distribución de especies

La modelización ecológica es una herramienta que nos permite generalizar, mediante simulación o formulación matemática, una realidad que sólo conocemos parcialmente. Los modelos parten de los datos disponibles de presencia de un organismo en un territorio y, mediante diferentes procedimientos matemáticos o estadísticos, nos permiten inferir las zonas potencialmente idóneas para su instalación, en función de diferentes características ambientales (Mateo *et al.* 2012). Dado que la idoneidad es una variable inicialmente desconocida y que no puede medirse directamente sobre el terreno, los modelos de distribución de especies se construyen mediante datos verificables de localizaciones de la especie. El proceso de construcción de estos modelos, se basa en una serie de premisas que lo guían (Fig. 3).

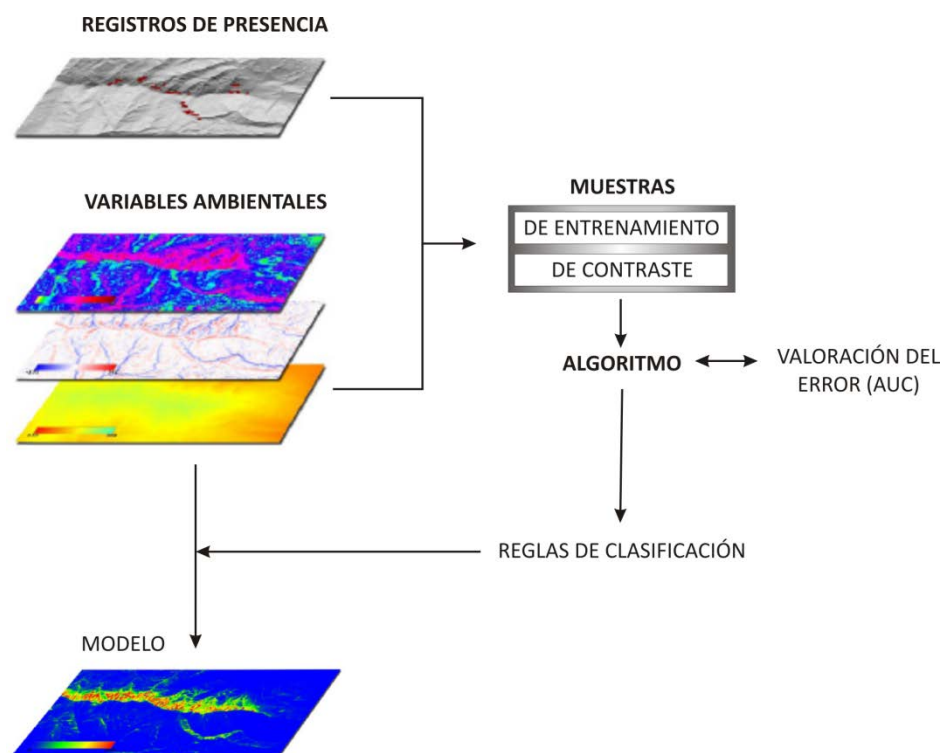


Fig. 3. Esquema de flujo de trabajo para la realización y validación de modelos de distribución de especies (Adaptado de Mateo *et al.* 2012).

El área de distribución de las especies está condicionada por factores ambientales, de forma que una especie no estará presente más que en ciertas combinaciones de valores de esas variables. Los registros de presencia deben servir para acotar el nicho ambiental que define las condiciones adecuadas para que la especie prospere. Para ello, los datos conocidos sobre la distribución del organismo (variable dependiente) se asocian matemática o estadísticamente con diferentes variables ambientales (variables independientes).

El nicho ambiental inferido a partir de las presencias de la especie puede ser generalizado a todo el territorio, incluyendo zonas donde la presencia o ausencia de la especie es desconocida, generando así el modelo o mapa de distribución potencial. Esto se realiza extrapolando la relación matemática o estadística, obtenida en el paso anterior, al resto del área de estudio. En cada lugar se obtiene un valor, que nos indica la similitud ambiental con las zonas de presencia real de la especie. Este valor no debe interpretarse como una probabilidad de la presencia de esta especie, sino como un valor de idoneidad para el desarrollo de la misma. Por último, el modelo obtenido se valida para conocer su fiabilidad estadística.

Variables dependientes

Las variables dependientes en este tipo de análisis, son los datos referentes a la distribución de especies. En nuestro caso, los datos proceden tanto de las recolecciones realizadas durante este estudio, como de diversos herbarios (Ver material biológico). Sólo registran datos sobre la presencia de las especies y no sobre su ausencia. Las localidades muestreadas se ilustran en la FIG. 4. Todos los datos empleados aquí han sido proyectados en WGS84 (World Geodesic System 1984), un sistema de coordenadas internacional.

Para realizar los modelos de distribución de especies, se seleccionaron 13 taxones de *Usnea*, con un número variable de registros de presencias: *Usnea barbata* = 21 presencias, *U. cornuta* = 45, *U. florida* = 33, *U. fulvoreagens* = 30, *U. glabrescens* = 45; *U. hirta* = 92, *U. intermedia* = 9, *U. lapponica* = 67, *U. rubicunda* = 63, *U. subfloridana* = 108, *U. subscabrosa* = 23, *U. substerilis* = 50 y *U. wasmuthii* = 94.

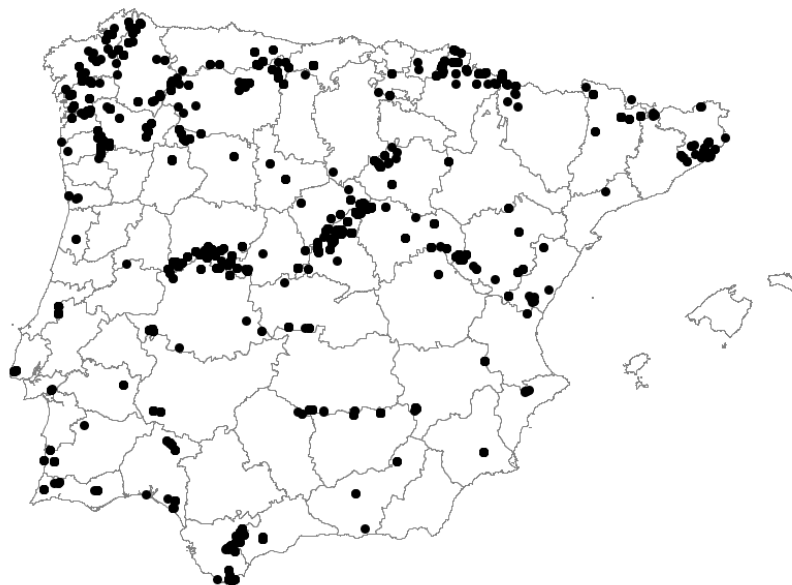


FIG. 4. Registros de presencias (localidades incluidas en el estudio, muestras, muestras propias más ejemplares de herbario) del género *Usnea* en la Península Ibérica.

Variables independientes

La importancia de las variables climáticas para explicar la distribución de animales y plantas se conoce desde hace mucho tiempo (Humboldt & Bonpland 1807). La combinación del clima y otros factores se emplea para explicar la distribución de la vegetación en todo el planeta (Akin 1991; Woodward 1987; Walter 1985; Box 1981; McArthur 1972; Holdridge 1967; Good 1953; Cain 1944; Salisbury 1926). El análisis de estas relaciones es uno de los objetivos centrales en ecología, y su cuantificación es el punto central de los modelos de distribución de especies (Guisan & Zimmermann 2000).

TABLA 1. Variables predictivas empleadas en la generación de los MDE.

Variable	Descripción de la variable
Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Media del rango diario (media mensual (temperatura máx. – temperatura mín.))
Bio3	Isotermalidad = (Bio2/Bio7) *100
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual (Bio5–Bio6)
Bio8	Temperatura media del cuartil más húmedo
Bio9	Temperatura media del cuartil más seco
Bio10	Temperatura media del cuartil más cálido
Bio11	Temperatura media del cuartil más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de las precipitaciones (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del cuartil más húmedo
Bio17	Precipitación del cuartil más seco
Bio18	Precipitación del cuartil más cálido
Bio19	Precipitación del cuartil más frío

Las variables ambientales empleadas en el presente estudio son climáticas. Para ello se recurrió a la base de datos cartográfica Worldclim (Hijmans *et al.* 2005). Este recurso es libre y gratuito, presenta cobertura mundial, lo cual permite comparaciones y extrapolaciones y sus 19 variables (TABLA 1) tienen un sentido biológico pues actúan como factores limitantes y poseen una influencia directa sobre la distribución de las plantas. Además, su resolución de 30" ($\pm 1 \text{ km}^2$), es coherente con el área de estudio.

Muchas de las variables empleadas están fuertemente correlacionadas. En los primeros análisis, se permitió que los distintos modelos escogiesen las variables más adecuadas de forma automática. Todos los análisis fueron repetidos seleccionando los predictores ambientales de forma manual. Para ello se realizó primero un análisis de correlación entre todas las variables, para detectar problemas de multicolinealidad, y posteriormente se escogieron aquellas que habían influido de manera más significativa en los modelos de los primeros análisis. De esta forma, de las 19 variables originales, sólo 11 fueron incluidas en los modelos posteriores (Fig. 5).

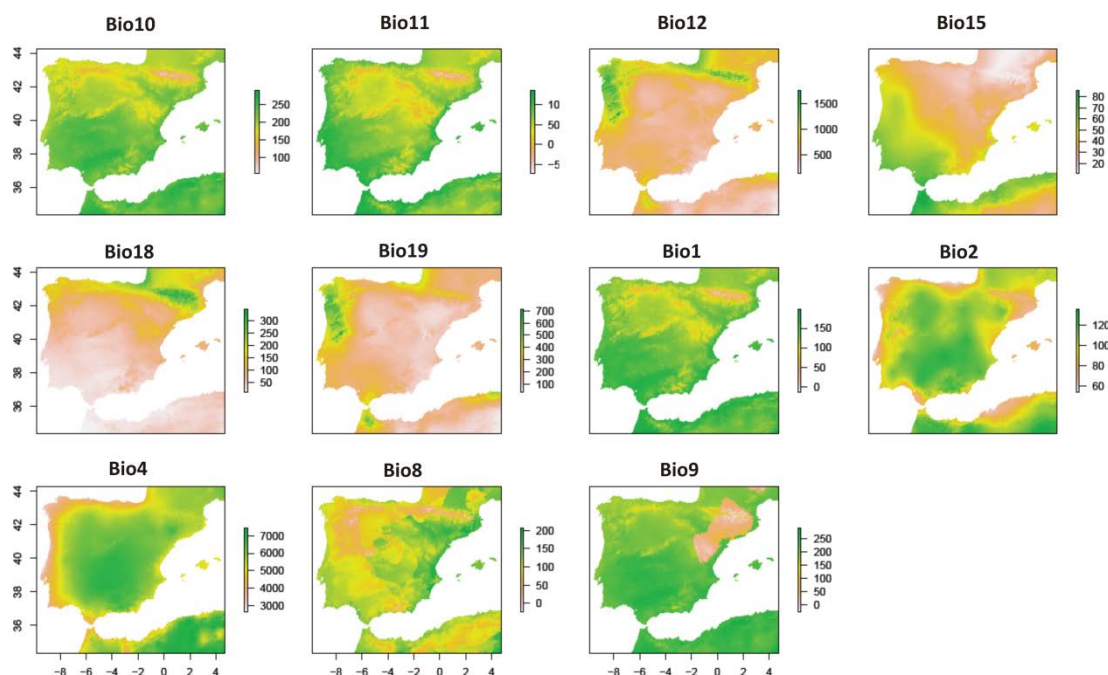


FIG. 5. Variables climáticas seleccionadas de forma manual para la elaboración de los modelos de distribución de especies

Métodos de modelado ecológico a nivel de especie

Definidas las variables básicas, la estimación del nicho ambiental se lleva a cabo combinando los datos de presencia con las variables ambientales. El proceso es esencialmente una operación de clasificación, donde se acota el espacio de presencias en un sistema multidimensional en el que cada dimensión representa una variable. Esto se realiza mediante diferentes métodos matemáticos o estadísticos (Elith *et al.* 2006). En nuestro caso se utilizaron diversos métodos basados en técnicas discriminantes: Maxent, GLM, GAM y MARS.

Maxent (*Maximum Entropy*) es el acrónimo de máxima entropía, un algoritmo que ha sido adaptado para la construcción de modelos de distribución potencial de especies. Es un método de aprendizaje automático, calcula la probabilidad de distribución más próxima a la uniforme. Este método genera distribuciones de probabilidad comenzando por una distribución uniforme y mejorando sucesivamente el ajuste a los datos (ganancia). Esta ganancia es la probabilidad logarítmica promedio de las muestras de presencia menos una constante que implica que la distribución uniforme tenga una ganancia igual a cero (Phillips 2005; Phillips *et al.* 2006; Phillips & Dudík 2008; Elith *et al.* 2011).

MARS (*Multivariate Adaptive Regression Splines*) se basa en la construcción de modelos flexibles ajustando los datos a regresiones lineales parciales "segmento por segmento" (piecewise), es decir, los modelos no lineales se aproximan mediante la utilización de regresiones lineales parciales (en distintos intervalos del conjunto de datos), donde la pendiente de la ecuación cambia de un intervalo a otro. Se trata de un híbrido entre regresión y partición recursiva. Este método usa parejas de funciones lineales separadas por nudos o "knots" para definir relaciones muy complejas entre respuesta y predicciones. Para cada variable predictiva se pueden definir "n knots", permitiendo curvas muy complejas

GLM (*Generalized Linear Model*, modelos lineales generalizados) es una extensión matemática de los modelos lineales, que no fuerza a los datos a adoptar escalas artificiales. Por ello permiten estructuras en la varianza de los datos no lineales y no constantes. Está basado en una relación asumida (función de relación) entre la media de la variable respuesta y la combinación lineal de las variables explicativas. Los datos pueden presentar diferentes tipos de distribución de probabilidad, incluyendo distribuciones normales, binomiales, de Poisson, binomiales negativas o gamma. Muchas de estas distribuciones de probabilidad encajan mejor en las disposiciones no-normales de la mayoría de los datos ecológicos, por lo que los modelos GLM son más flexibles y más adecuados para analizar relaciones ecológicas (Guisan *et al.* 2002).

GAM (*Generalized Additive Model*, modelo aditivo generalizado) es una extensión semiparamétrica de GLM con funciones aditivas y que los componentes están suavizados. GAM, al igual que GLM, emplea una función de relación para vincular la media de la variable respuesta y una función "suavizada" de las variables explicativas. Este modelo posee una gran capacidad para modelar respuestas no lineales. Al igual que con GLM, este modelo resulta de gran ayuda en el desarrollo de modelos ecológicos que mejor representan los datos profundos (Guisan *et al.* 2002).

Todas las técnicas discriminantes requieren tanto datos de presencia como de ausencia. Ante la falta de datos de ausencias, pueden generarse pseudoausencias (ausencias no reales generadas aleatoriamente) o un conjunto de datos "background" aleatoriamente distribuidos. En Maxent no es necesario generar pseudoausencias, ya que el propio modelo las crea automáticamente. Para el resto de modelos se generaron puntos de "background" al azar (tantos como presencias), teniendo en cuenta que estos puntos estuviesen a una distancia tampón de 30 km alrededor de cada punto de presencia y que la distancia entre cada pseudoausencia generada estuviese a una distancia mínima de 30 km.

La validación de los modelos se realizó empleando el mismo conjunto de datos con los que ejecutamos los modelos de distribución de especies. Este procedimiento representa una limitación importante en aquellos modelos que intentan predecir la distribución de una determinada especie en el exterior de sus rangos de distribución conocidos, sin embargo es

razonable para los modelos que intentan explicar las distribuciones actuales, como es nuestro caso (Segurado & Araujo 2004). La valoración se realizó mediante el estadístico AUC (*Area Under Curve*, área bajo la curva ROC). Este estadístico es el más empleado en la bibliografía (Lobo 2008). La curva ROC (*Receiver Operating Characteristic*, curva operada por el receptor) es la representación gráfica de la sensibilidad (proporción de presencias correctamente predichas respecto al número total de presencias) vs la especificidad (proporción de ausencias correctamente predichas respecto al número total de ausencias). El estadístico AUC representa la probabilidad de que, tomando al azar un par de casos, uno positivo y otro negativo, el modelo adjudique al positivo un valor mayor. Esta área posee un valor comprendido entre 0.5 y 1, donde 1 representa un ajuste del modelo perfecto y 0.5 es un ajuste sin capacidad discriminante (Fig. 6). Esta información es muy útil para valorar y comparar los distintos modelos realizados, escogiendo aquellos que presenten mejor capacidad discriminante. A modo de guía para interpretar las curvas ROC, se han establecido los siguientes intervalos para los valores de AUC: (0.5–0.6), modelo malo; (0.6–0.75), modelo regular; (0.75–0.9), modelo bueno; (0.9–0.97), modelo muy bueno; (0.97–1), modelo excelente.

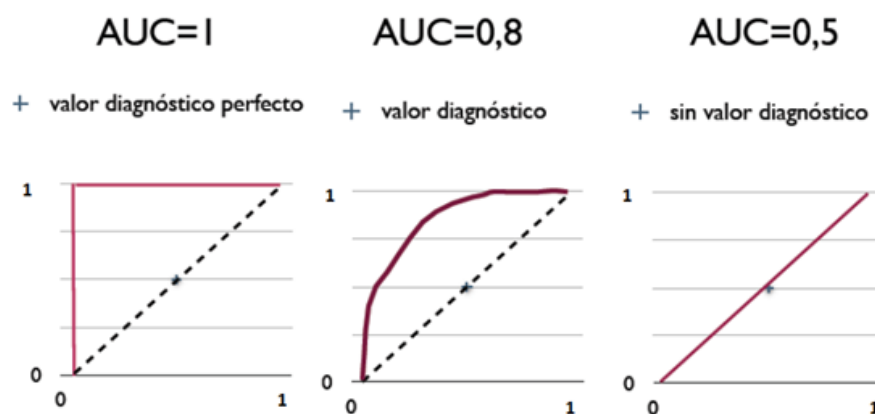


FIG. 6. Ejemplos de diferentes curvas ROC (curvas operadas por el receptor) (tomado de Mateo *et. al.* 2012).

Por último, con los modelos obtenidos se generó un modelo consenso. Los resultados que ofrece esta opción de modelado son fiables a nivel específico y de comunidad. Dada la dificultad que representa la elección del método más adecuado, algunos autores sugieren la combinación de varios de estos métodos para reducir la variabilidad que se observa entre métodos (Araujo & New 2007; Marmion *et al.* 2008).

Mapas de riqueza específica (diversidad alfa) potencial

Los modelos de distribución de especies individuales (modelado a nivel específico) se combinaron para obtener mapas de alfa diversidad (modelado a nivel de comunidad) (Ferrier & Guisan 2006). El proceso de modelado ecológico a nivel de comunidad se puede realizar empleando diversas estrategias, aproximaciones y corrientes. Entre las estrategias más frecuentemente usadas está la de “predecir primero, agrupar después” (*predict first, assemble later*). En esta estrategia se modeliza cada especie individualmente y los mapas obtenidos se

clasifican, ordenan o agregan (Ferrier & Guisan 2006). Dentro de esta estrategia, existen dos aproximaciones, en una de las cuales ('mapas con valores originales') se combinan los mapas de todas las especies incluidas en el análisis. El mapa final es una estimación del número total de especies presentes en una determinada zona (Wilson *et al.* 2005). Esta aproximación permite dos corrientes diferentes: 1) sumar los mapas empleando un único método, en la mayoría de las situaciones el mejor de los métodos (el que presenta mayor consistencia), y 2) emplear más de un método para construir un "modelo del consenso" (Araujo & New 2007; Marmion *et al.* 2008). En nuestro caso empleamos únicamente el método Maxent para elaborar el mapa consenso. Este método ofrece buenos resultados y es rápido. Para ello se emplearon los modelos realizados anteriormente y se añadieron modelos realizados en Maxent de 8 especies adicionales.

Para concluir, se realizó un estudio del comportamiento de las especies en las zonas de mayor diversidad. Como área para el estudio se escogió la Reserva de la Biosfera Transfronteriza de Gerês–Xurés, situada entre Minho (Portugal) y Lugo (España).

Terminología descriptiva y nomenclatura

En la terminología micológica usada se sigue a Kirk *et al.* (2008), Ulloa & Hanlin (2006) y Font i Quer (1983). En caso contrario, se indica en el texto. Las descripciones de los taxones se han basado exclusivamente en el material ibérico estudiado.

Los nombres de los taxones tratados de *Usnea* están fundamentalmente de acuerdo con los de las últimas revisiones del género (*e. g.* Ohmura 2012; Clerc 2011b, 2007; Randlane *et al.* 2009; etc.), salvo comentarios en contra. Los sinónimos de cada especie se basan en los nombres referidos en la bibliografía ibérica (Andorra, España (incluidas solo las Islas Baleares) y Portugal; *cf.* Llimona & Hladun 2001; Hladun & Llimona 2002–2007), aunque se incluyen los basónimos no citados en esas obras. Las abreviaturas de autores, publicaciones, etc., se han incluido de acuerdo fundamentalmente con los estándares internacionalmente establecidos por Stafleu *et al.* (2015) y en el IPNI (2012). Asimismo se han consultado las bases de datos nomenclaturales online "Index Fungorum" (<http://www.indexfungorum.org>), "Mycobank" (<http://www.mycobank.org>) y "Checklist of the Lichens and lichenicolous Fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands" (<http://botanica.bio.ub.es/checklist/checklist.htm>).

Delimitación y descripción de las especies

Inicialmente y tras los análisis morfológicos, anatómicos y de los metabolitos secundarios, cada ejemplar fue asignado de manera preliminar a una especie concreta. Para ello utilizamos las monografías y bibliografía sobre *Usnea* más recientes (*e. g.* Ohmura 2012; Clerc 2011b, 2007; Randlane *et al.* 2009; James *et al.* 2009; Halonen *et al.* 1999). Tras los análisis filogenéticos moleculares y distribucionales, el concepto, tanto de los caracteres usados como el de las especies, fueron reevaluados y discutidos, especialmente en caso de incongruencias y siguiendo los conceptos de especie filogenética en hongos, particularmente liquenizados, de Lumbsch & Leavitt (2011). Comentarios y discusiones al respecto del concepto seguido para cada especie, aparecen en las observaciones de cada taxón y en el capítulo de filogenia

molecular y en el de distribución. Atendiendo a todo esto y tras un exhaustivo análisis, se han realizado descripciones detalladas de la morfología, química, distribución y ecología de cada uno de los taxones aceptados para la Península Ibérica. También se han confeccionado dos claves de especies, una dicotómica y la otra sinóptica.

Resultados

DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *USNEA*:

Puntualizaciones morfológicas y anatómicas, con interés taxonómico, de las especies del género *Usnea* (*Parmeliaceae*) en la Península Ibérica

Morfología y anatomía de las especies de *Usnea*

Las especies del género *Usnea*, en su conjunto, se conocen vulgarmente con el nombre de “barbas de capuchino”. Esto nos indica que se trata de un conjunto de taxones con un talo muy ramificado, con numerosas y finas ramas colgantes. El género está formado por líquenes que desarrollan un talo fruticuloso, erecto (como un arbusto enano) o péndulo (colgante), de un color generalmente verde, verde grisáceo a verde amarillento, aunque algunas veces muestra tonos rojos o rojizos (Stevens 2004). Se sujetan al sustrato a través de uno o más discos de fijación, aunque en algunos casos éste puede estar ausente (Halonen *et al.* 1998). Su patrón de ramificación es en todas las especies dicótomo. Las ramas principales presentan una sección más o menos orbicular y se van dividiendo repetidas veces y de forma consecutiva hasta los ápices (Ohmura 2002). Se distingue de otros grupos de líquenes con morfología similar (*e. g.* *Alectoria*, etc.) por su característico eje central, axial y elástico, desarrollado en el centro del talo, está constituido por hifas dispuestas en un tejido condroide del tipo del prosoplecténquima, donde sus paredes están fuertemente gelatinizadas (Anglesea *et al.* 1983a, 1983b).

A la hora de definir cada una de las especies incluidas en el género *Usnea*, es importante tener en cuenta, que los caracteres que vayamos a emplear, tanto los anatómicos como los morfológico, los químicos, los moleculares o los referidos a su ecología y distribución, deben ser de repercusión taxonómica y, además, no se deben ver alterados, de manera intensa, por los diferentes factores ambientales y que los lleguemos a valorar inexactamente (Clerc 1998). Es decir, que el taxónomo especialista, debe conocer con rigor la morfología de las especies de *Usnea* y su variabilidad. A lo largo de los años, estos caracteres, se han ido estudiando de manera cada vez más sistemática, definiéndolos de forma más exacta. Diversos autores han ido estandarizando y refinando su empleo (Truong & Clerc 2013; Truong *et al.* 2011; Clerc 2011a, 1998, 1987a; Ohmura 2001; Herrera–Campos *et al.* 2001, 1998; Clerc & Herrera–Campos 1997).

A continuación, siguiendo los criterios de estos autores y limitándonos a los caracteres morfológicos y anatómicos, vamos a presentar y discutir someramente cuales son estos caracteres y su variabilidad, para un mejor entendimiento de las especies del género.

El talo

Todas las especies del género *Usnea* son **fruticulosas** y presentan una **simetría radial**. El **talo** está constituido por una rama basal, la **base**, con un **disco de fijación**, del que surgen numerosas **ramificaciones** (FIG. 1). Tienen un crecimiento apical (Anglesea *et al.* 1983), partiendo de la base y hasta alcanzar una determinada longitud que depende de la especie

(Suetina & Glotov 2010). La longitud del talo está muy asociada con la edad del líquen y con las condiciones ambientales en donde vive. En general, los talos que crecen en áreas influenciadas por el hombre, con presumible contaminación atmosférica, son más cortos y están pobremente desarrollados (Clerc 1998).

El carácter **hábito** se refiere a la **forma de crecimiento del talo**. Se distinguen tres tipos de hábito en *Usnea*: **erecto**, con todas las ramas erguidas, cortas y divergentes; **subpéndulo**, en él aparecen ramas cortas y erguidas y otras más largas y colgantes, pero aún son divergentes; **péndulo**, con ramas largas y colgantes que discurren paralelas (Fig. 1). Dentro del hábito péndulo se observa, con cierta frecuencia, un caso particular, en el cual el talo presenta varios discos de fijación que se unen al sustrato a diferentes alturas, lo que le da al talo mayores longitudes y un aspecto de pequeño bejuco (e. g. *Usnea longissima*). Aunque los talos péndulos son generalmente largos y los erectos cortos, el tamaño no es un criterio que los defina.

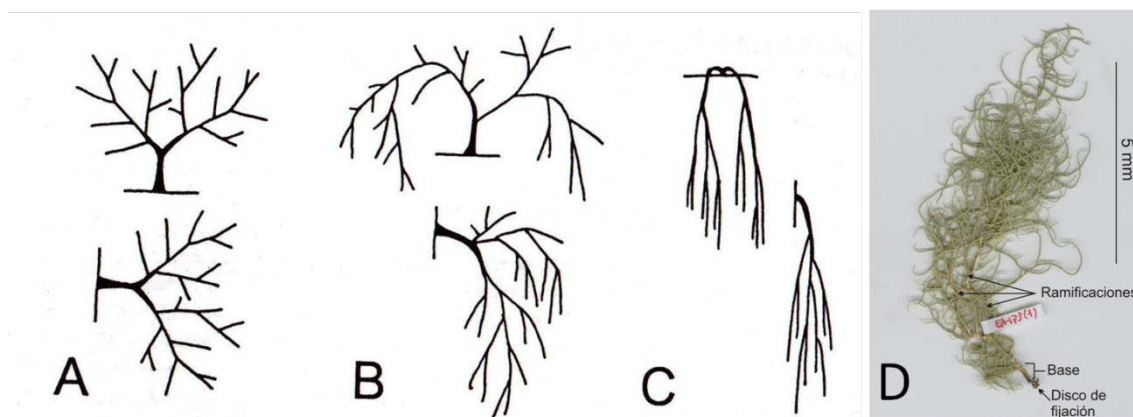


FIG. 1. Morfología del talo y tipos de hábito en el género *Usnea*. A, hábito erecto; B, hábito subpéndulo; C, hábito péndulo; D, morfología general del talo.

La concentración de ácido úsnico en el córtex determina la coloración del talo, que varía entre un verde amarillento y un verde grisáceo o glauco. En general este carácter no es un buen carácter taxonómico, ya que la concentración de este ácido varía de acuerdo con la exposición a la luz solar del talo (Swinscow & Krog 1978), además la percepción del color es un hecho muy subjetivo. Sin embargo, en determinadas especies aparecen otros pigmentos corticales que le otorgan al talo una coloración roja o rojiza, este sí que tiene un gran valor diagnóstico.

La base

La **base** es la parte del talo que se extiende desde el **disco de fijación** (punto de unión al sustrato) hasta el inicio de la **primera ramificación**. Como ya señaló Motyka (1947), la base en *Usnea* es un carácter importante, y por tanto es conveniente que los ejemplares que recolectemos la incluyan. No obstante, en algunas especies péndulas es frecuente que no la podamos observar y que los talos cuelguen de manera laxa de las ramas, sin asirse a través de un disco de fijación. La base puede ser corta y estar poco definida, de hasta 3 mm de longitud, o bien ser larga y estar bien desarrollada, superior a los 3 mm de longitud. El color de la base

en los primeros milímetros desde el punto de fijación está considerado un carácter diagnóstico importante en muchas especies, y no parece estar muy influido por el ambiente en el que vive. Muchas especies no muestran ninguna pigmentación especial y la base es clara o concolora con las ramas principales. Algunos taxones contienen un pigmento anaranjado, rojizo o pardo claro, aunque su presencia no es constante. Otras especies contienen un pigmento negro oscuro, con gran valor diagnóstico, como es el caso de *Usnea subfloridana* o *U. madeirensis*. Por último en algunos taxones la coloración de la base es muy variable, pudiendo estar pigmentada o no. En la parte basal pueden aparecer fisuras de diversos tipos, se deben a interrupciones en el tejido cortical. Las **fisuras** pueden en general ser **anulares**, como anillos, cuando ocupan el diámetro de la base, o **transversales**, que se sitúan paralelas al eje de la rama. En ocasiones, se puede observar que las fisuras son producto de la presión que ejercen sobre el córtex los tejidos medulares, en estos casos de las fisuras surge parte de la médula evertida. Esto causa también que el córtex adyacente vaya desprendiéndose. Este también es un carácter de interés.

El tipo de ramificación

La forma en que se ramifican los talos puede ser importante para distinguir algunas especies. El patrón de ramificación es dicótomo en todos los casos, sin embargo hablamos de ramificación **dicótoma y anisotómica o simpódica** cuando de una **rama principal** parten **ramas secundarias de menor grosor**. En la ramificación **dicótoma e isotómica**, la base se divide inicialmente en **dos o más ramas principales**, de un **diámetro** más o menos **similar**, estas ramas principales continúan **dividiéndose** repetidamente en **ramas secundarias** consecutivamente más **delgadas** (FIG. 2). Hay un tercer tipo, que se considera una derivación de los anteriores, denominada **ramificación filamentososa** (Ohmura 2001), en la que una rama principal se divide rápidamente en unas pocas ramas **secundarias muy largas**, \pm finas y de un diámetro similar, que discurren más o menos paralelas entre sí. Aquí las ramas secundarias no se vuelven a dividir o lo hacen rara vez.



FIG. 2. Tipos de ramificació. A, ramificación dicótoma anisotómica; B, ramificación dicótoma isotómica.

Las ramas

Las **ramas principales** suelen ser las de mayor grosor y surgen de la primera división que se produce desde la base. El diámetro de las ramas es muy variable dentro de cada especie y por ello no se suele emplear como carácter para distinguirlas. La mayoría de los taxones tienen un **diámetro** comprendido entre los **0.7–1.5 mm**, con algunas excepciones, como es el caso de *Usnea articulata* (FIG. 3), en la que las ramas, muy hinchadas, alcanzan los 2–4 mm de diámetro. La morfología de las ramas es un carácter importante en la circunscripción de las especies de *Usnea*. Tienen una sección más o menos circular, con una serie de estratos concéntricos, que desde el exterior hacia el interior son: **córtex**, **capa de algas**, inmediatamente bajo el córtex, **médula** y **eje central** (FIG. 3). En el caso de *Usnea longissima*, las ramas principales desarrollan numerosas fisuras anulares y rápidamente tienden a quedar decorticadas, dejando expuesta la médula (Clerc 2011a) (FIG. 3). La **forma general** de la rama desde la base hasta su ápice puede ser **± cilíndrica**, en la que el diámetro permanece más o menos constante a lo largo de toda su longitud, decreciendo gradualmente hacia los ápices; **irregular**, cuando el **diámetro** de la rama **varía** de forma **desigual** a lo largo de toda longitud de la rama; y **fusiforme y/o hinchada**, en la cual el **diámetro** es **mayor** en la **parte media** de la rama, adelgazándose en la base y en el ápice, de manera análoga a un huso. Las **ramas**, en **sección**, pueden ser **cilíndricas**, que es lo más común y las ramas pueden estar hinchadas o no, **irregulares** o **sinuosas**, cuando hay un crecimiento desigual (FIG. 3), y **angulosas**, cuando tienen aristas o son aplanadas.

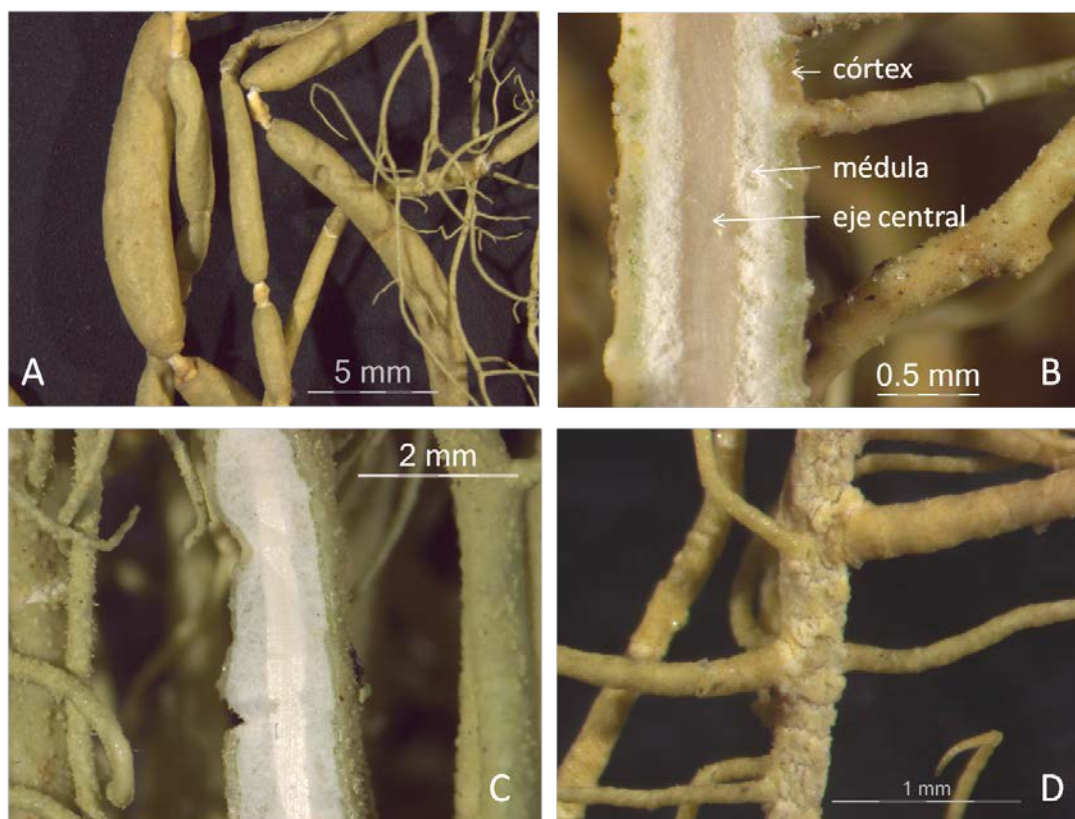


FIG. 3. Diversos ejemplos de ramas en el género *Usnea*. **A**, ramas infladas en *U. articulata*; **B**, rama de *U. flammea* en sección longitudinal, indicando el córtex, la médula y el eje; **C**, rama de sección irregular en *U. barbata*; **D**, ramas decorticadas en *U. longissima*.

En las ramas, como en la base, pueden aparecer **fisuras** (discontinuidades del córtex), que generalmente son **anulares** y que pueden rodear completamente las ramas. Están presentes, hasta cierto punto, en la mayoría de las especies y su origen suele ser consecuencia de una acción mecánica, ya que al estirarse una rama (por acción del viento, aumento del peso cuando se hidratan, etc.) el córtex se rompe, manteniéndose el eje central, elástico, intacto. Esto no ocurre con otras especies de otros géneros fruticulosos, en las que el interior de la rama está hueco o posee únicamente una débil médula, por lo que las ramas, al estirarse, se parten (Nearing 1947). En ocasiones, las fisuras pueden tener los márgenes cubiertos con cristales oxalato cálcico (Stevens 1999) o presentar anillos formados por la médula evertida. La presencia de fisuras anulares es un carácter que debe emplearse con precaución, ya que está muy influenciado por el ambiente en el que vive. No obstante, las fisuras anulares tienen un cierto interés taxonómico, especialmente en los casos en los que aparecen provistas de anillos medulares evertidos y blanquecinos o pruina bordeándolas.

Las **ramas secundarias** parten de las ramas principales y su eje central está unido al de la rama principal (Ohmura 2012). En el **punto de inserción** las ramas secundarias pueden estar **constreñidas** o **no** (FIG. 4). La constricción de las ramas tiene un gran valor taxonómico y es un carácter que ha sido ganado y perdido varias veces durante la historia evolutiva del género *Usnea* (Truong *et al.* 2013b).

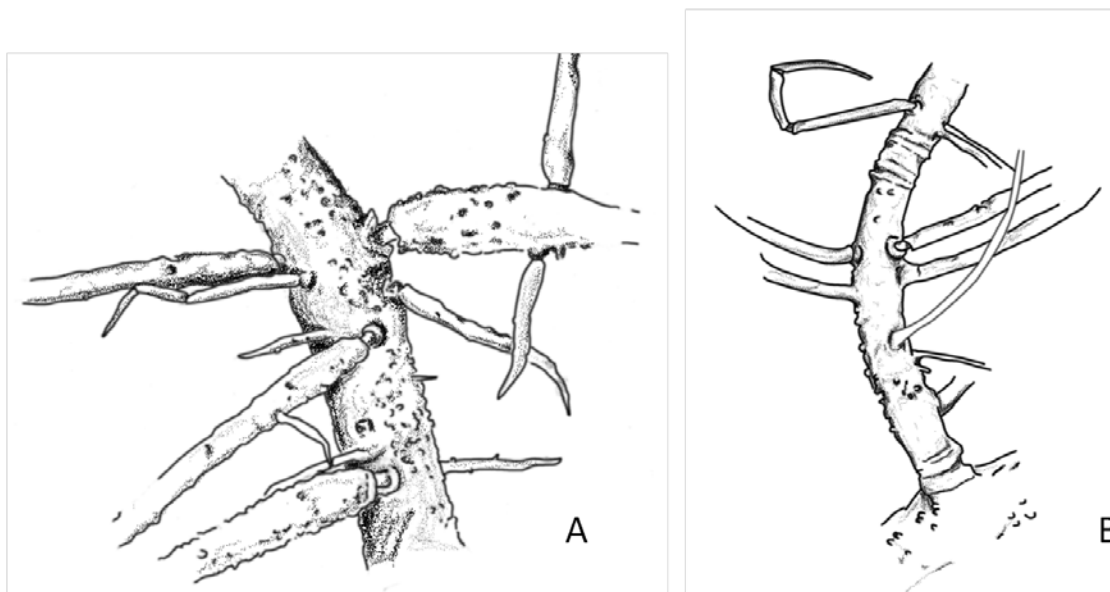


FIG. 4. Ramas secundarias en el punto de inserción. **A**, ramas constreñidas en *Usnea cornuta*; **B**, ramas no constreñidas en *U. subfloridana*.

Las depresiones, foveólas y surcos o fisuras transversales

Las ramas pueden estar deformadas por **depresiones**, **fovéolas** (depresiones casi circulares en el córtex) y **surcos** o **fisuras transversales**, que parecen originarse debido a alteraciones en el córtex (Clerc 1998). En especies con un córtex delgado, como *Usnea hirta* o *U. cavernosa*, la aparición de estas estructuras es algo frecuente (FIG. 5), mientras que otras especies como *U. subfloridana* o *U. madeirensis*, con un córtex grueso, las foveólas nunca aparecen. En especies con un córtex de grosor intermedio, como *Usnea barbata*, estas estructuras pueden aparecer

ocasionalmente. Por ello este carácter debe usarse con precaución, relacionándolo siempre con el grosor del córtex.

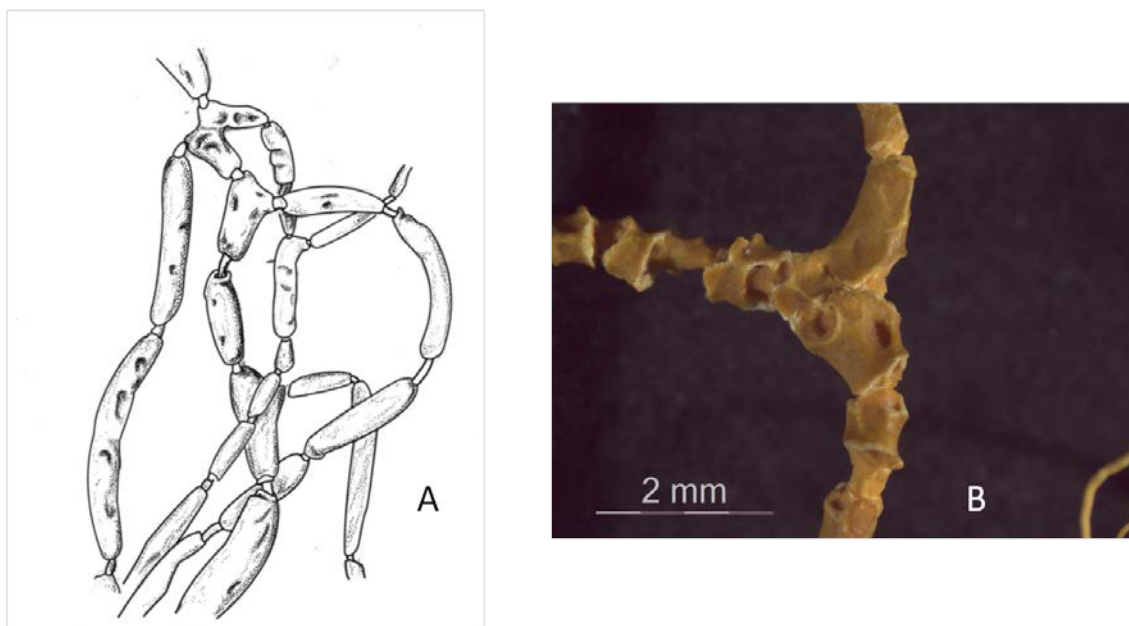


FIG. 5. Foveolas y surcos en las ramas. A, foveolas y depresiones en *Usnea articulata*; B, foveolas, surcos y fisuras en *U. cavernosa*.

Las papilas, los tubérculos y los fibérculos

Las **papilas** son pequeñas **proyecciones** del córtex que **carecen** de **eje central** y que se localizan fundamentalmente sobre la superficie de las ramas principales. Se pueden distinguir tres **tipos de papilas** en función de su tamaño (Swinscow & Krog 1979): **hemisféricas**, cortas y más anchas que altas, **verrugosas**, de tamaño moderado y tan anchas como altas, y **cilíndricas**, más altas que anchas y muy conspicuas. Hay proyecciones más **grandes**, denominadas **tubérculos**, que **contienen** tejidos **medulares** en su interior (Swinscow & Krog 1979). Los **fibérculos** son estructuras **similares** a **tubérculos** que aparecen cuando se **desprenden** las **fibrillas** (Clerc & Herrera Campos 1997; Ver el siguiente párrafo) (FIG. 6). Es importante diferenciarlas de los tubérculos, su origen es diferente. En algunas especies todas estas estructuras pueden presentar los ápices erosionados y dar lugar aquí al desarrollo de soralios. Aunque el número y la forma de las papilas, tubérculos y fibérculos son caracteres muy variables, el potencial de las especies para producir o no estas estructuras tiene un gran valor diagnóstico.

Las fibrillas

Las **fibrillas** son **proyecciones** laterales que contienen **médula** y un **eje central**. Se distinguen de las ramas secundarias, con las que ocasionalmente se confunden, porque su **eje central** **no** está **anclado** al de las **ramas** principales (Clerc & Herrera–Campos 1997) (FIG. 7). Por este motivo, se desprenden fácilmente y pueden actuar como propágulos vegetativos asexuales (Clerc 1998). La abundancia de fibrillas parece estar relacionada con factores ambientales, por lo que no se le ha adjudicado un gran valor taxonómico (Clerc 1987b). En

ocasiones, es muy difícil distinguir morfológicamente las fibrillas de las ramas jóvenes en sus primeros estadios de desarrollo. Sin embargo, la longitud de las fibrillas, largas cuando son superiores a 3 mm y cortas cuando son inferiores a 3 mm, su localización y su disposición pueden ser caracteres diagnósticos en algunos casos.

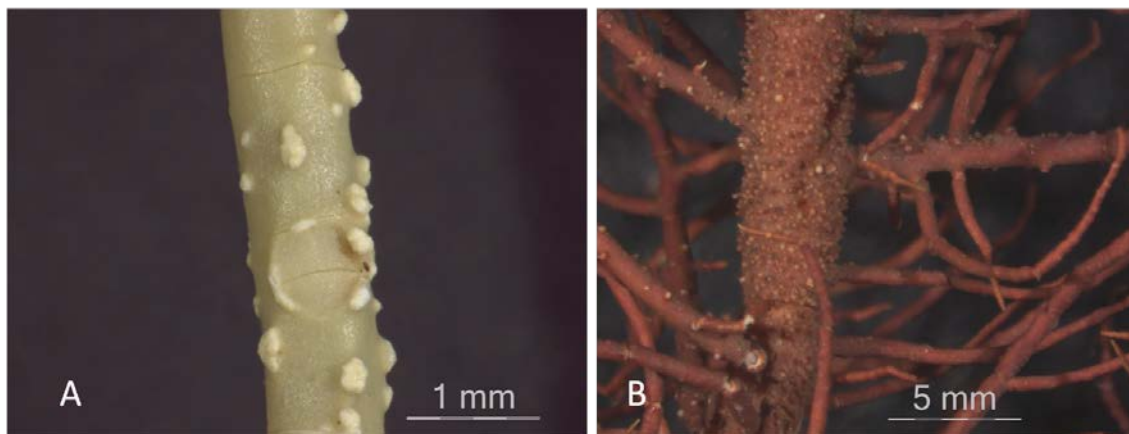


FIG. 6. Tubérculos y papilas en el género *Usnea*. **A**, tubérculos de *U. ceratina* (con tejidos medulares en su interior); **B**, papilas de *U. erinacea* (pequeñas proyecciones similares a verrugas).

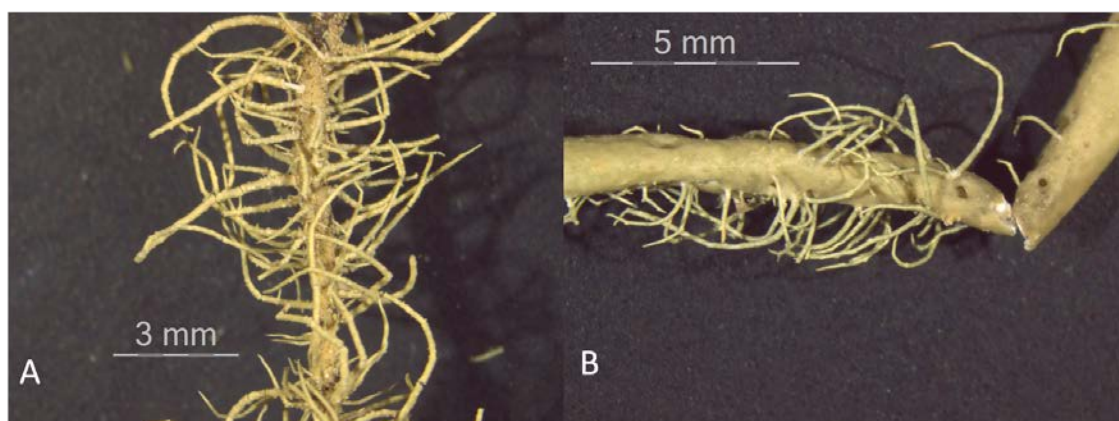


FIG. 7. Ejemplos de fibrillas. **A**, fibrillas dispuestas en espiga de *Usnea dasopoga*; **B**, fibrillas dispersas en *U. articulata*.

Las pseudocifelas

Las pseudocifelas son pequeñas **interrupciones** en el **córtex** de las ramas, que **exponen** los tejidos **medulares**, de aspecto blanquecino, son a menudo delgadas y alargadas o \pm fusiformes, y nunca producen sororios cuando son adultas, es decir cuando maduras (Stevens 1999). El origen de los sororios es, de hecho, una pseudocifela (Clerc 1987b), aunque en estos casos son denominados “sororios juveniles” para distinguirlos de las pseudocifelas verdaderas. La transición entre pseudocifela y sororio es de difícil comprensión.

Los soralios

En la taxonomía de *Usnea* los soralios son un carácter especialmente importante. Se considera que su producción y morfología están determinados genéticamente, poblaciones de una misma especie que muestran diferencias químicas, geográficas o morfológicas tienden a desarrollar el mismo tipo de soralios (Clerc 1987a). Sin embargo, su desarrollo sí está influido por el ambiente en el que viven, los talos parasitados, necrosados o que crecen en condiciones extremas pueden desarrollar soralios anómalos. Por ello, es importante reconocerlos con precaución y experiencia, y de esta forma tener en cuenta, para un tratamiento taxonómico o identificativo, únicamente los soralios maduros y bien desarrollados.

Los **soralios** en el género *Usnea* son **porciones decorticadas** del talo que **producen propágulos asexuales, soredios y/o isidiomorfos** (Ver también el apartado siguiente). Se originan siempre a partir de un determinado tipo de pseudocifela y se reconocen dos tipos de desarrollo. En el primer tipo, la pseudocifela es capaz de producir inicialmente isidiomorfos, en etapas posteriores esta pseudocifela puede ensancharse y perder todos o parte de los isidiomorfos, es en ese momento cuando empieza a producir soredios. En el segundo tipo, la pseudocifela se ensancha y produce soredios desde el principio, sin dar lugar con anterioridad a isidiomorfos (Clerc 1987b). En cuanto a la morfología de los soralios (FIG. 8), se definen según las siguientes características: **tamaño** (**pequeños**, inferiores a la mitad del diámetro de la rama o **grandes**, superiores a la mitad del diámetro de la rama); **posición del soralio** con respecto a la superficie de la rama (estipitados, planos o excavados); y **forma** (delimitados o irregulares). La morfología de los soralios está correlacionada con su origen.

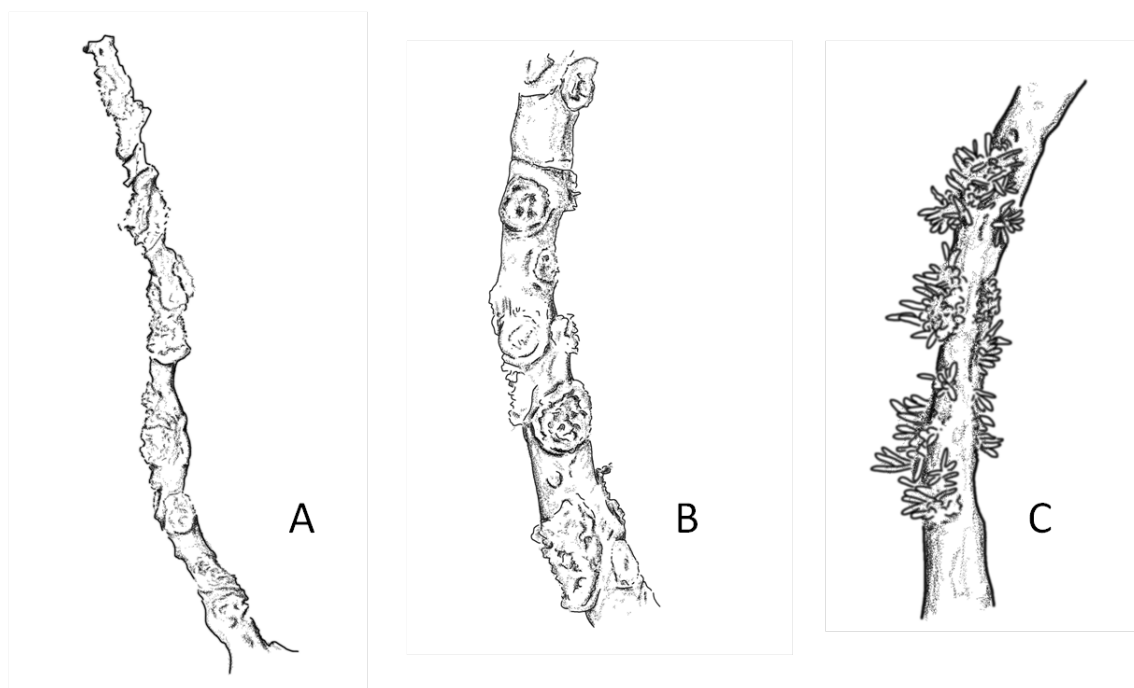


FIG. 8. Ejemplos de soralios en el género *Usnea*. **A**, soralios profundamente excavados de *U. fulvorenans*; **B**, soralios superficiales y bien delimitados de *U. wasmuthii*; **C**, soralios con isidiomorfos de *U. subfloridana*.

Cuando surgen de los **ápices** erosionados de las **papilas**, son **punctiformes** o **redondeados** y tienden a estar ligeramente **estipitados**. Los soralios que surgen de las **cicatrices** dejadas por las **fibrillas** desprendidas son **punctiformes** y **discretos**, están **estipitados** y se distinguen de los anteriores por mantener **restos** del **eje central de la fibrilla**. Cuando se forman a partir de fisuras del córtex, su forma viene determinada por la forma de la fisura. Las etapas juveniles de estos soralios recuerdan a pseudocifelas, pero solo producen soredios y/o isidiomorfos cuando están maduros. También pueden originarse directamente a partir del córtex, cuando este se rompe por efecto de la presión del crecimiento de hifas medulares. En este caso, la forma del soralio es inicialmente **orbicular**, pero al crecer se va ensanchando y **converge** con otros soralios adyacentes para formar **masas soredias irregulares**. Estos soralios pueden estar bien delimitados y presentar un margen cortical replegado, como en el caso de *Usnea wasmuthii*, o bien ser irregulares, produciendo, por su ensanchamiento, el desprendimiento de porciones del córtex adyacente, como en *Usnea lapponica* (Ohmura 2001).

Los isidiomorfos y las isidiofibrillas

En el género *Usnea* no se reconocen verdaderos isidios. En su lugar se producen **isidiomorfos**, que son **propágulos asexuales** similares a los isidios, pero que **no** presentan **continuidad** con el **córtex** (Fig. 8). Se originan a partir de los soralios, de las pseudocifelas o de las hifas medulares que sufren un desarrollo secundario del córtex (Walker 1985; Herrera–Campos *et al.* 1998). Estas estructuras aparecen generalmente en grupos, raramente se encuentran aislados, y su presencia o ausencia es un carácter taxonómico muy específico. En los casos en los que aparecen isidiomorfos, también es importante saber si se producen únicamente a partir de los soralios jóvenes o también de los soralios maduros (Clerc 2011a). Los isidiomorfos siempre carecen de eje central, pero en algunos casos, durante su crecimiento, al alcanzar cierta **longitud** pueden **desarrollar secundariamente un eje central**. Este tipo de isidiomorfos recibe el nombre de **isidiofibrillas** y difiere de las verdaderas fibrillas en su origen. Además suelen estar agrupadas, mientras que las fibrillas siempre crecen individualmente y surgen a partir del córtex y no de la médula (Truong *et al.* 2011).

Los apotecios

Los **apotecios** en el género *Usnea* son de tipo **lecanorino**. El disco es habitualmente plano, con numerosas **fibrillas** en los **márgenes**, bien desarrolladas y largas (Fig. 9). Surgen de ramas laterales o terminales. Si la rama distal sobre la que aparece el apotecio continúa creciendo, suelen desarrollarse más apotecios (Stevens 1999). Sus ascos son claviformes y contienen ocho esporas simples, hialinas y elípticas. Estos caracteres son uniformes a lo largo de todo el género y no resultan útiles para discriminar especies (Ohmura 2001).

En el género *Usnea* y siguiendo fundamentalmente el concepto de par de especies de Poelt (1970, 1972), tradicionalmente se han considerado especies diferentes los taxones que se diferencian únicamente en su modo de reproducción: bien sexual (con apotecios, sin diásporas vegetativas asexuales, talo fértil), o bien asexual (sin apotecios, con diásporas vegetativas asexuales, talo estéril). Sin embargo, tras estudios filogenéticos moleculares estos “pares de especies” resultan monofiléticos, no producen linajes independientes y deben ser considerados conspecíficos (Articus *et al.* 2002; Seymour *et al.* 2007; Wirtz *et al.* 2012).

Aunque se discute la posibilidad de sinonimizarlos, es preciso todavía realizar más estudios con más ejemplares procedentes de distintas regiones del mundo, antes de perder la información acumulada y de producir cambios nomenclaturales. En estos “pares de especies” sexuales/asexuales, muy pocas veces nos encontramos con individuos que presenten tanto apotecios como soralios en un mismo talos. En general, los “pares de especies” tienen una distribución desigual, siendo la distribución del “par” fértil mucho más restringida que la del estéril o asexual (Herrera-Campos *et al.* 1998). Por todo ello, y siguiendo el criterio de Clerc (2011a), preferimos mantener, por el momento, a los “pares de especies”, sexual y asexual, como especies independientes.

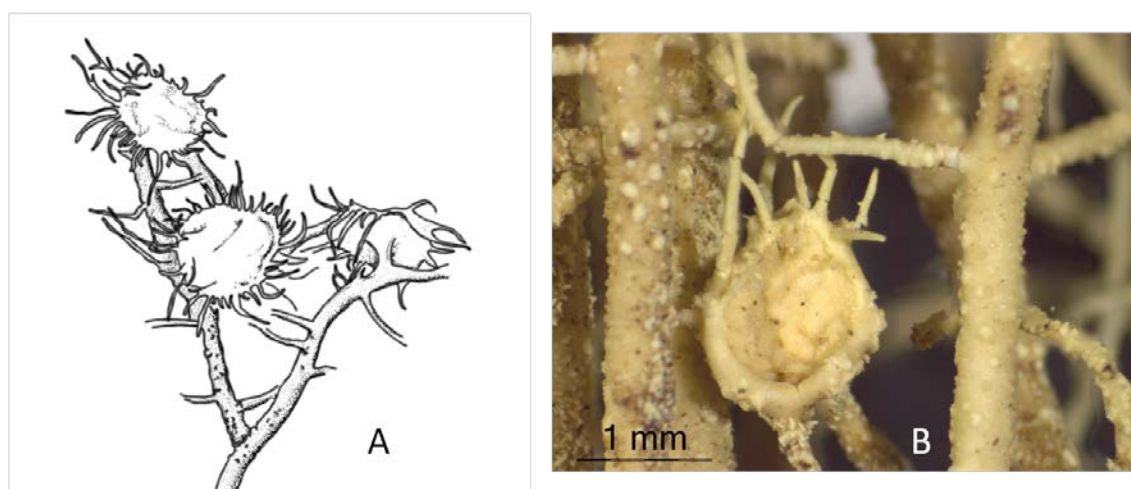


FIG. 9. Apotecios en el género *Usnea*. A, apotecios de *U. florida*; B, apotecios en desarrollo de *U. dasopoga*.

La anatomía

Como antes comentamos, las ramas, en sección, están formadas por una serie de capas concéntricas que incluyen, desde el interior al exterior, un eje central cartilaginoso y prosoplectenquimático (Awasthi 1986), una médula, que además incluye una fina capa, relacionada con el córtex y que contiene algas del género *Trebouxia* (Ahmadjian 1958), que es la capa algal, y un córtex, la capa más externa, constituida por hifas dispuestas en prosoplecténquima, con células isodiamétricas y conglutinadas (Ohmura 2001).

Ohmura (2001) y Ohmura & Kanda (2004) llevaron a cabo una serie de estudios detallados sobre la estructura del **córtex** en el género *Usnea* y describieron **5 tipos** corticales en función del tipo de hifas, leptodermas (con paredes celulares delgadas) o paquidermas (con paredes celulares gruesas), su organización y el grado de cohesión que presentaban (TABLA 1). Las especies reconocidas para la Península Ibérica tienen córtex de los tipos *-merrillii*, *-ceratina* y *-florida*.

TABLA 1. Tipos de córtex en *Usnea*. Caracteres diagnósticos de los distintos tipos de córtex en el género *Usnea* (de Ohmura & Kanda 2004).

Tipo de córtex	Hifas corticales	Grosor de las hifas corticales comparado con el de las hifas medulares	Diámetro del lumen	Grado de conglutinación entre las hifas	Dirección de las hifas
<i>sphacelata</i>	Paquidermas	Pared celular más gruesa	Inferior al grosor de la pared celular	Fuertemente conglutinadas	Radial
<i>merrillii</i>	Paquidermas	Pared celular más gruesa	Inferior al grosor de la pared celular	Laxamente conglutinadas	Radial
<i>ceratina</i>	Paquidermas	Pared celular más gruesa y lumen más ancho	Igual o superior al grosor de la pared celular	Fuertemente conglutinadas	Radial
<i>florida</i>	Leptodermas	Pared celular más gruesa y lumen más ancho	Superior al grosor de la pared celular	Laxamente conglutinadas	Radial
<i>baileyi</i>	Paquidermas	Grosor de la pared celular y anchura del lumen similar al de las hifas medulares	Igual o superior al grosor de la pared celular	Laxamente conglutinadas	Irregular

La **médula**, en la que en *Usnea* **incluimos la capa de algas**, se extiende en el espacio situado entre el córtex y el eje central. Según el grado de entrelazamiento de las hifas puede ser densa o laxa. La médula puede ser homogénea en todo su grosor o heterogénea. Es heterogénea cuando está formada por una capa delgada y densa, contigua al córtex y otra mucho más ancha, laxa o aracnoide, en contacto con el eje central.

La presencia de **pigmentos medulares** es de gran utilidad a la hora de delimitar las especies de *Usnea* (Swinscow & Krog 1979; Truong *et al.* 2011; Truong & Clerc 2012). Se reconocen **dos tipos** de pigmentación diferente en la médula: una pigmentación **subcortical rojiza o anaranjada** y una pigmentación **periaxial roja, rosada o amarilla** que reacciona C+ amarillo y CK+ amarillo anaranjado (FIG. 10). La naturaleza exacta de estos pigmentos aún no se conoce (Truong & Clerc 2013).

El **eje central**, como también comentamos anteriormente, es un cordón axial cartilaginoso que recorre toda la longitud del talo. Está formado por un prosoplecténquima en el que las hifas se encuentran aglutinadas y dispuestas en una orientación longitudinal. Se reconocen dos tipos de eje central: fistuloso o sólido. El **eje fistuloso** posee un **hueco central** que recorre el eje, en ocasiones relleno con hifas laxas. Este tipo de eje es característico del clado *Eumitria* y no se encuentra en las especies ibéricas. El **eje sólido** carece de un hueco central, es decir el eje central es **sólido y denso**.

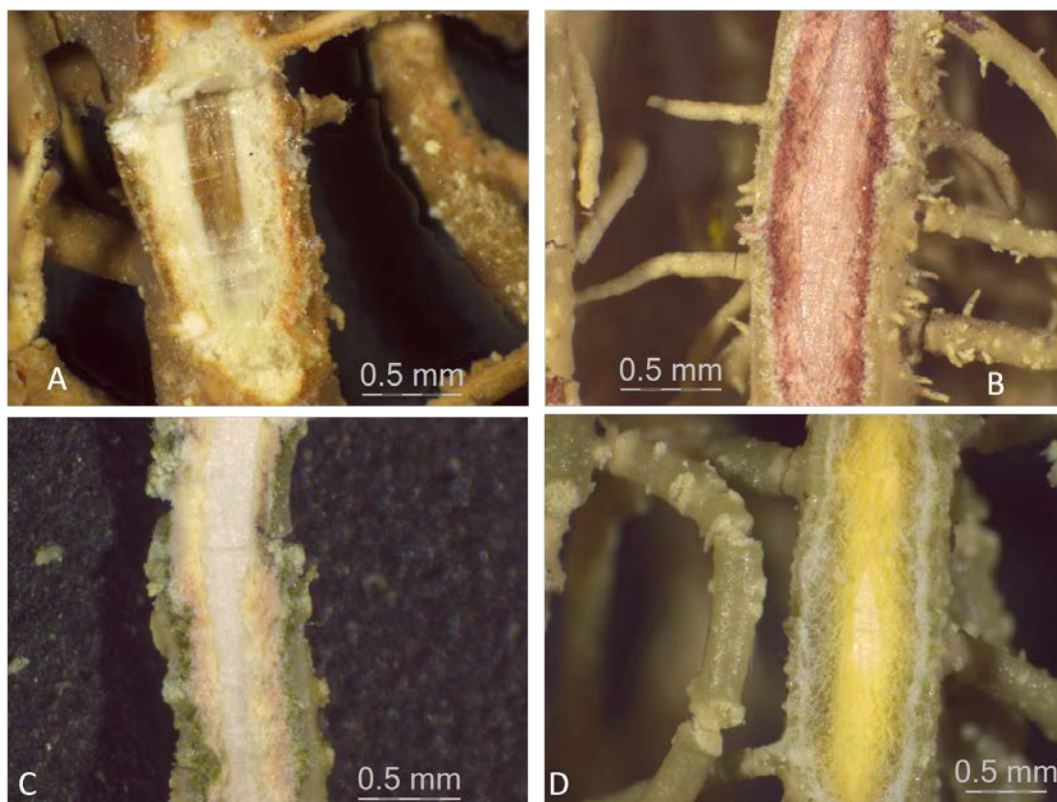


FIG. 10. Pigmentación medular. A, pigmentación subcortical anaranjada en *Usnea subcornuta*; B, pigmentación periaxial roja de *U. mutabilis*; C, pigmentación periaxial rosada de *U. ceratina*; D, pigmentación amarilla de *U. flavocardia*.

La **proporción relativa** de **córtex**, **médula** y **eje central**, índice denominado **CMA**, es una medida numérica que se toma en sección transversal de la parte más gruesa de las ramas más gruesas, sin incluir la base. Este índice fue desarrollado por Clerc (1984a) y proporciona gran cantidad de información, permitiendo explicar de manera más objetiva los términos ancho, estrecho o delgado de las ramas (FIG. 11). Entre paréntesis objetivamos con un porcentaje relativo lo que expresamos como un córtex delgado (< 6%), moderadamente delgado (6–8%), moderadamente grueso (8–10%) o grueso (> 10%). Médula delgada (< 18%), moderadamente delgada (18–23%), moderadamente gruesa (23–28%) o gruesa (> 28%). Eje central delgado (< 30%), moderadamente delgado (30–40%), moderadamente grueso (40–50%) o grueso (> 50%).

La relación entre el “% del grosor del eje central / % del grosor de la médula” (o relación **A/M**) nos permite distinguir dos grupos de especies, las que tienen una relación < 1.3 de aquellas que tienen una relación > 1.5 (FIG. 12). Tanto los valores de CMA como los de la relación A/M han demostrado discriminar bien diferentes especies (Truong *et al.* 2011). En ocasiones, los valores de CMA están correlacionados con otros caracteres morfológicos, como el grado de hinchamiento de las ramas y la densidad de la médula. Cuanto más hinchada esté una rama, más laxa será la médula (Ohmura 2001). En especies afines a *Usnea cornuta*, las ramas hinchadas y constreñidas en el punto de inserción se correlacionan con un córtex delgado y brillante en sección, una médula ancha y laxa y un eje central delgado con una relación A/M < 1.3. Para simplificar la descripción de las especies, este tipo particular de CMA es denominado tipo-*cornuta*.

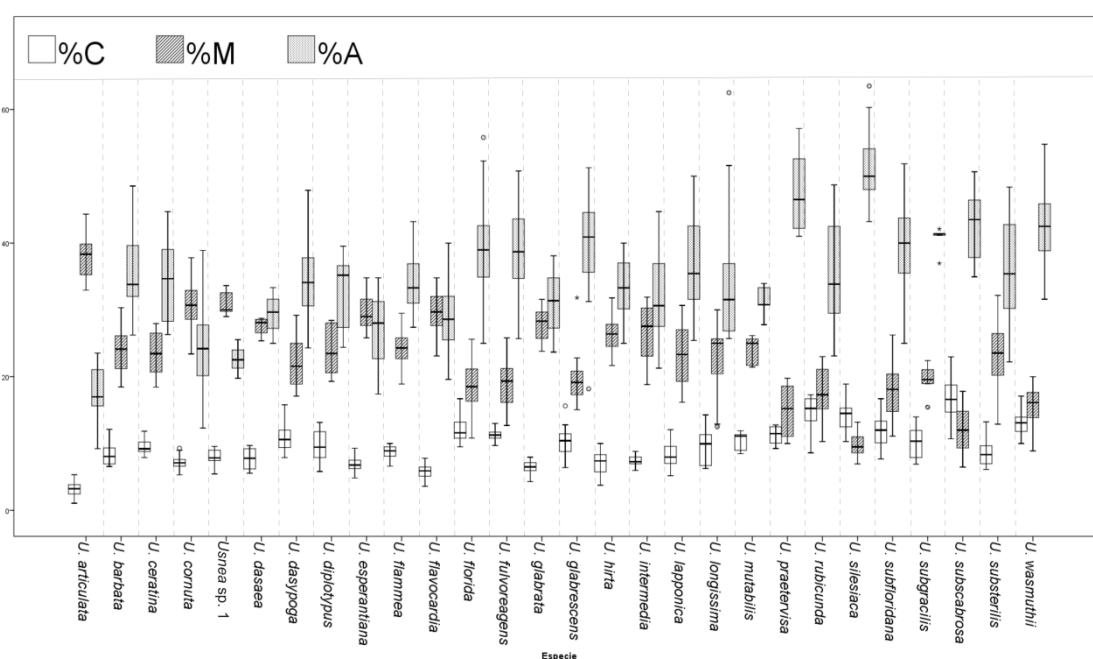


FIG. 11. CMA de las especies de *Usnea* de la Península Ibérica. Sólo se han tenido en cuenta aquellas para las cuales se han tomado, como mínimo, 5 valores en ejemplares distintos.

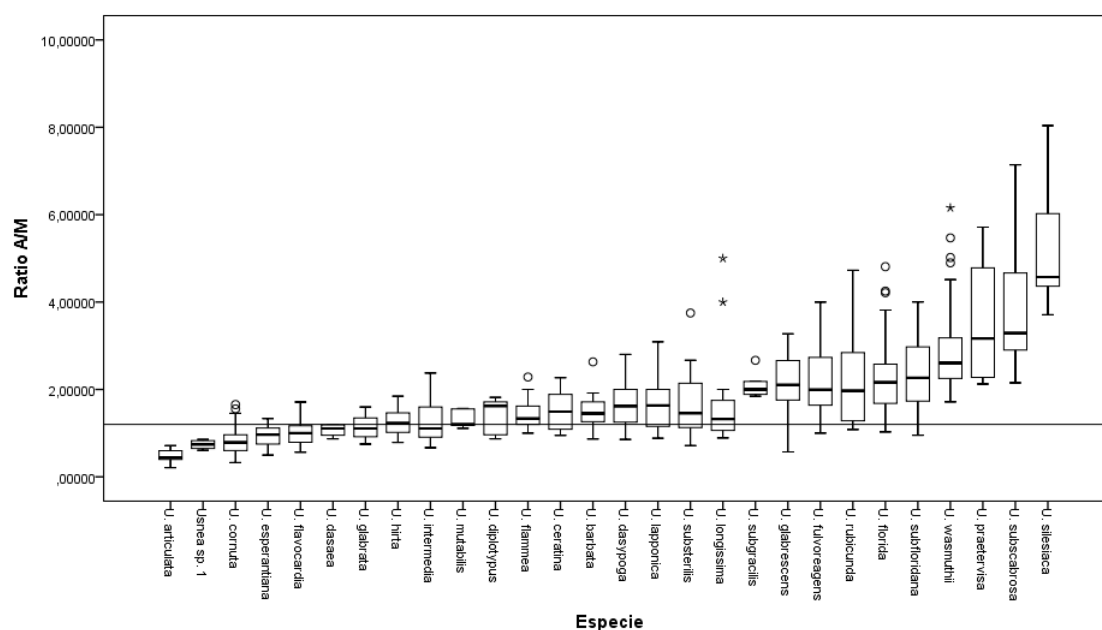


FIG. 12. Relación A/M de las especies de *Usnea* de la Península Ibérica. Sólo se han tenido en cuenta aquellas para las cuales se han tomado, como mínimo, 5 valores en ejemplares distintos.

DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO USNEA:

Clave sinóptica

Bases para la elaboración de una clave sinóptica

Teniendo en cuenta los datos obtenidos con el anterior análisis de caracteres y las descripciones realizadas a los taxones estudiados, hemos elaborado una clave sinóptica. Pretendemos que esta clave nos sea también de utilidad para el análisis filogenético molecular posterior (Ver capítulo sobre filogenia molecular). La clave sinóptica la hemos realizado de acuerdo con el sistema utilizado por Elix (1993), en *Parmeliaceae*, y Korf (1972) en *Pezizales*. Esta clave incluye una lista de las especies de *Usnea* que reconocemos para la Península Ibérica agrupada de acuerdo a sus principales características, según los criterios de Randlane *et al.* (2009). A diferencia de las claves dicotómicas, las claves sinópticas consideran varios caracteres simultáneamente y descartan los taxones que no presentan dichos atributos, este descarte se realiza de manera sucesiva, hasta que finalmente sólo queda una de las especies (Petrini & Sieber 2001). El uso de estas claves en géneros como *Usnea*, lo consideramos muy útil, ya que su variabilidad intraespecífica, morfológica y anatómica, es enorme. Nos encontramos por tanto con caracteres en ocasiones muy ambiguos para su interpretación.

Resumiendo, presentamos a continuación algunas de las ventajas de las claves sinópticas frente a las dicotómicas, aunque esto no suponga que estas últimas no deban ser usadas. 1. Son de entrada múltiple: el usuario puede comenzar por cualquier punto, lo que permite iniciar la determinación de los ejemplares por las características más evidentes de cada especie. Esto supone una ventaja en el caso de caracteres que pueden estar ausentes, poco desarrollados o ser ambiguos. 2. Con libertad de criterio: el usuario puede trabajar en cualquier dirección y con cualquier carácter. 3. Fácil de informatizar, ya que pueden expandirse y añadirse nuevos caracteres y taxones sin tener que reescribirlos. 4. Uso múltiple, las listas de caracteres y taxones que los presentan pueden ser muy útiles en otro tipo de estudios, como los filogenéticos.

Cada uno de los caracteres analizados, puede presentar diferentes alternativas u opciones, que son listadas en cada uno de ellos. En cada una de las alternativas se incluye a las especies que la cumplen, en negrita y con códigos (TABLA 1). Entre paréntesis y en redondas (no negritas) colocamos los códigos de las especies que la cumplen de manera dudosa o esporádica.

Para la identificación de los ejemplares a través de una clave sinóptica se siguen los siguientes pasos. A). Escoger cualquier carácter que resalte o sea claramente distinguible del espécimen. B). Decidir la categoría del carácter que mejor defina al espécimen. C). Escribir todos los códigos que se enumeran tras dicha categoría. D). Repetir el proceso con otro carácter, comparando los códigos que aparecen bajo esta nueva categoría con los que estaban apuntados, descartando los que no aparecen en ambas listas. E). Continuar escogiendo caracteres y comparando los listados hasta que nos quedemos con un único código. F). Localizar en la tabla de códigos de especies el nombre de la especie.

TABLA1. Tabla de códigos. Especies de *Usnea* en la Península Ibérica y su código para la clave sinóptica.

Código	Especie	Código	Especie
art	<i>Usnea articulata</i>	gbre	<i>U. glabrescens</i>
bar	<i>U. barbata</i>	hir	<i>U. hirta</i>
cav	<i>U. cavernosa</i>	int	<i>U. intermedia</i>
cer	<i>U. ceratina</i>	lap	<i>U. lapponica</i>
cor	<i>U. cornuta</i>	lon	<i>U. longissima</i>
cri	<i>U. cristatula</i>	mut	<i>U. mutabilis</i>
dasa	<i>U. dasaea</i>	pra	<i>U. praetervisa</i>
dasp	<i>U. dasopoga</i>	rub	<i>U. rubicunda</i>
dip	<i>U. diplotypus</i>	sil	<i>U. silesiaca</i>
eri	<i>U. erinacea</i>	scor	<i>U. subcornuta</i>
esp	<i>U. esperantiana</i>	sflo	<i>U. subfloridana</i>
flam	<i>U. flammea</i>	sgra	<i>U. subgracilis</i>
flav	<i>U. flavocardia</i>	ssca	<i>U. subscabrosa</i>
flo	<i>U. florida</i>	sste	<i>U. substerilis</i>
ful	<i>U. fulvoreaegens</i>	was	<i>U. wasmuhtii</i>
gbra	<i>U. glabrata</i>	sp1	<i>Usnea</i> sp. 1

Clave sinóptica para las especies ibéricas de *Usnea*

Talo

Tipo de hábito del talo

- Hábito erecto: (cer), **cor, dasa, dip, eri, esp, flam, flav, flo, ful, gbra, gbre, hir, lap, mut, para, rub, sil, scor, sflo, ssca, sste, was, sp1.**
- Hábito subpéndulo: (cer), (cor), (cri), (dasa), (eri), (flam), (flo), (ful), (gbre), (hir), (int), (lap), (mut), (pra), (rub), **sil, sflo, ssca, (was).**
- Hábito péndulo: **art, bar, dasp, int, lon, (sil), sgra.**
- Hábito péndulo con aspecto de bejuco: **cav, cer, cri.**

Color del talo

- Color verde amarillento, verde grisáceo o glauco: **art, bar, cav, cer, cor, cri, dasa, dasp, dip, esp, flam, flav, flo, ful, gbra, gbre, hir, int, lap, lon, mut, pra, sil, scor, sflo, sgra, ssca, sste, was, sp1.**
- Color rojo o rojizo: **eri, rub, (scor).**

Base

Presencia/ausencia de base

- Ausente: **art, cav, lon.**
- Presente: (art), **bar, (cav), cer, cor, cri, dasa, dasp, dip, eri, esp, flam, flav, flo, ful, gbra,**

Longitud de la base

- Corta: **art, (bar), cav, (cor), (cri), dasa, dip, (eri), esp, (flam), flav, ful, gbra, (gbre), hir, lon, mut, (pra), (rub), scor, sste, (was), sp1.**
- Larga: **bar, cer, cor, cri, (dasa), dasp, (dip), eri, flam, flo, gbre, int, lap, pra, rub, sil, sflo, sgra, ssca, was, (sp1).**

Color de la base

- Base concolora con las ramas principales, aunque en ocasiones puede aparecer una pigmentación rojiza, anaranjada o pardo clara: **art, bar, cav, cer, cor, cri, dasa, dip, eri, esp, flam, flav, gbra, (gbre), hir, int, lap, (lon), mut, rub, scor, sgra, ssca, sste, (sp1).**
- Base claramente negra: (bar), **dasp, (dip), flo, ful, gbre, (int), (lap), lon, pra, sil, sflo, (ssca), (sste), was, sp1.**

Presencia/ausencia de fisuras en la base

- Fisuras raras o ausentes: **art, bar, cor, dasa, (dasp), dip, eri, esp, flav, gbra, hir, int, lap, lon, mut, rub, scor, sp1.**
- Fisuras anulares sin tejidos medulares evertidos. (bar), **cav, cer, (cor), cri, (dasa), dasp, (dip), (eri), flo, (ful), (gbre), (int), pra, (rub), sil, sflo, sgra, ssca, (was), (sp1).**
- Fisuras anulares con tejidos medulares evertidos: **fla, ful, gbre.**
- Fisuras transversales pequeñas, poco profundas, formando una especie de retículo en la base. **was.**

Tipo de ramificación

Tipo de ramificación

- Ramificación dicótoma y anisotómica: **art, bar, (cer), cor, (cri), dasa, dasp, dip, eri, esp, flam, flav, gbra, hir, int, lap, mut, rub, scor, (sgra), sste, sp1.**
- Ramificación dicótoma e isotómica: (bar), **cav, cer, cri, (dasp), (eri), (esp), (flam), flo, ful, gbre, (int), pra, sil, sflo, sgra, ssca, was.**
- Ramificación filamentosas: **lon.**

Ramas

Presencia/ausencia de córtex en las ramas principales

- Ramas corticadas: **art, bar, cav, cer, cor, cri, dasa, dasp, dip, eri, esp, flam, flav, flo, ful, gbra, gbre, hir, int, lap, mut, pra, rub, sil, scor, sflo, sgra, ssca, sste, was, sp1.**
- Ramas decorticadas: **lon.**

Forma general de las ramas principales

- Cilíndrica: **cer, cri, dasp, eri, (esp), flam, flo, ful, gbre, lon, pra, rub, sil, sflo, sgra, ssca, was.**
- Irregular: **bar, cav, dip, hir, int, lap, mut, sste.**
- Fusiforme y/o hinchada: **art, (bar), (cer), cor, (cri), dasa, dip, esp, (flam), flav, gbra, hir, int, lap, mut, scor, sste, sp1.**

Forma de las ramas en sección

- Cilíndrica: **cer, cri, dasp, eri, (esp), flam, flo, ful, gbre, lon, pra, rub, sil, sflo, sgra, ssca, was.**
- Irregular o sinuosa: **bar, cav, dip, hir, int, lap, mut, sste.**
- Angulosa: **bar, (hir), int, (lon), (mut).**
- Aplanada: **lon.**

Fisuras anulares en las ramas

- Raras o ausentes: (bar), (cav), (cor), **dasa, (dasp), dip, eri, esp, flav, gbra, hir, (lap), lon, mut, sste.**
- Abundantes, sin anillos medulares blanquecinos: **art, bar, cav, cer, cor, cri, dasa, dasp, (dip), (eri), (esp), (flav), (gbra), (hir), int, (lon), (mut), (rub), sil, scor, sgra, ssca, (sste), was, sp1.**
- Abundantes, con anillos medulares blanquecinos: (dasp), **flam, flo, ful, gbre, pra, sflo.**

Punto de inserción de las ramas secundarias

- Constreñido: **art, cor, dasa, esp, (flam), flav, gbra, scor, sp1.**
- No constrañido: **bar, cav, cer, cri, dasp, dip, eri, flam, flo, ful, gbre, hir, int, lap, lon, mut, pra, rub, sil, sflo, sgra, ssca, sste, was.**

Depresiones, foveolas y surcos o fisuras transversales

Presencia/ausencia de foveolas, depresiones y/o surcos transversales

- Presentes: **art, bar, cav, (cer), (cor), (cri), (dasa), (dasp), dip, (esp), flav, gbra, hir, int, lap, mut, (scor), sste, (sp1).**
- Ausentes: **cer, cor, cri, das, dasp, eri, (esp), flam, (flav), flo, ful, gbre, lon, pra, rub, sil, scor, sflo, sgra, ssca, was, sp1.**

Papilas, tubérculos y fibérculos

Presencia/ausencia de papilas

- Presentes: **bar, cer, cor, cri, dasp, dip, eri**, (flam), **flo, ful, gbre, int, lap, pra, rub, sil, sflo, ssca, sste, was, sp1**.
- Ausentes: (bar), **cav**, (cer), (cor), (cri), **dasa, esp, flam, flav**, (ful), **gbra**, (gbre), **hir**, (int), (lap), **lon, mut, sgra**, (ssca), (sste), (sp1).

Presencia/ausencia de tubérculos

- Presentes: **bar, cer, cor, cri**, (dasp), **eri, flam**, (flav), **flo**, (ful), **gbre, int**, (lap), **pra, rub, sflo, sgra, ssca**, (sste), **was**.
- Ausentes: **art, cav, dasa, dasp, dip**, (eri), **esp, flav, ful, gbra**, (gbre), **hir, lap, mut**, (rub), **sil, scor, sste, sp1**.

Presencia/ausencia de fibérculos

- Numerosos: **bar, dasp, eri, flo**, (ful), (gbre), **hir, int**, (lap), **mut, pra, rub, sflo, was**.
- Raros o ausentes: **art**, (bar), **cav, cer, cor, cri, dasa, dip**, (eri), **esp, flam, flav**, (flo), **ful, gbra, gbre, lap, lon**, (rub), **sil, scor**, (sflo), **sgra, ssca, sste**, (was), **sp1**.

Fibrillas

Presencia/ausencia de fibrillas

- Numerosas: **bar, cer, cor, cri, dasa, dasp, dip, eri, esp, flam, flav, flo, ful, gbra, gbre, hir, int, lap, lon, mut, pra, rub, sil, scor, sflo, sgra**, (ssca), **sste, was, sp1**.
- Raras o ausentes: **art, cav**, (cor), (esp), (flam), (flav), (gbra), (scor), **ssca**, (sp1).

Longitud de las fibrillas

- Largas, > 3 mm de longitud: **bar, cer, cri, dasa, dasp, eri, esp, flo, ful, gbre, lon, pra**, (rub), **sil, flo, sgra**, (ssca), **was**.
- Cortas, < 3 mm de longitud: **art, cav, cer, cor, cri, dasp, dip**, (eri), **flam, flav, gbra, gbre, hir, int, lap, mut, rub, scor, ssca, sste, sp1**.

Disposición de las fibrillas

- Irregular: (art), **barb, cer, cor, cri, dasa, eri, esp, flam, flav, flo, ful, gbra, gbre, hir, int, lap, mut, pra, rub, scor, sflo**, (ssca), **sste, was, sp1**.
- En patrón espiga ("fishbone"): **dasp, dip, lon, sil, sgra**.

Pseudocifelas

Presencia/ausencia de pseudocifelas

- Presentes: **art, cav, cri, flo, int, ssca**.
- Ausentes: **bar, cer, cor, dasa, dasp, dip, eri, esp, flam, flav, ful, gbra, gbre, hir, lap, lon, mut, pra, rub, sl, scor, sflo, sgra, sste, was, sp1**.

Soralios

Presencia/ausencia de soralios

- Presentes: **bar, cer, cor, dasa, dasp, dip, esp, flam, flav, ful, gbra, gbre, hir, lap**, (lon), **mut, pra, rub, sil, scor, sflo, sgra, ssca, sste, was, sp1**.
- Ausentes: **art, cav, cri, eri, flo, int, lon**.

Origen de los soralios

- Córtex: **cor, dip, esp, flam, flav, ful, gbra, gbre, hir, lap, lon, mut, rub, sil, scor, sflo, (sgra), ssca, sste, was, sp1.**
- Papilas y/o tubérculos erosionados: **bar, cer, cor, dasa, dasp, pra, rub, sgra, ssca, sp1.**
- Cicatrices de las fibrillas: **dasa, dasp, hir, mut, pra, rub.**

Tamaño de los soralios

- Grandes: **esp, (flam), flav, ful, gbra, gbre, lap, sil, sste, was.**
- Pequeños: **bar, cer, cor, dasa, dasp, dip, flam, hir, lon, mut, pra, rub, scor, sflo, sgra, ssca, sp1.**

Morfología de los soralios

- Tuberculada: (bar), **cer, dasa, (dasp), (flam), lon, (pra), (rub), (scor), (sflo), sgra, sp1.**
- Plana: **bar, cor, (dasa), dasp, dip, esp, flam, flav, gbra, gbre, hir, mut, pra, rub, sil, scor, sflo, ssca, sste, was, (sp1).**
- Excavada: (esp), (flav), **ful, gbra, (gbre), lap.**

Delimitación de los soralios

- Claramente delimitados: **cer, dasa, dasp, gbre, lon, sil, ssca, was, (sp1).**
- Irregularmente delimitados: **bar, cor, dip, esp, flam, flav, ful, gbra, hir, lap, mut, pra, rub, scor, sflo, sgra, sste, sp1.**

Isidiomorfos e isidiofibrillasPresencia/ausencia de isidiomorfos

- Ausentes: **art, cav, cri, esp, flav, flo, ful, gbra, gbre, int, lap, lon.**
- Presentes únicamente en los soralios jóvenes: (flav), (gbre), **sil, sgra, sste, was.**
- Presentes en los soralios jóvenes y maduros: (art), **bar, cer, cor, dasa, dasp, dip, flam, hir, (lon), mut, pra, rub, scor, sflo, ssca, sp1.**

Presencia/ausencia de isidiofibrillas

- Ausentes: **art, bar, cav, cer, cor, cri, dasa, dasp, eri, esp, flam, falv, flo, ful, gbra, gbre, int, lap, lon, pra, rub, scor, sflo, ssca, sp1.**
- Presentes: (dasp), **dip, hir, mut.**

ApoteciosPresencia/ausencia de apotecios

- Presentes: **cri, eri, flo, int, (sflo).**
- Ausentes: **art, barb, cav, cer, cor, dasa, dasp, dip, esp, flam, falv, ful, gbra, gbre, hir, lap, lon, mut, pra, rub, sil, scor, sflo, sgra, ssca, sste, was, sp1.**

AnatomíaTipo de médula

- Homogénea: **bar, cav, cer, cri, dasa, dasp, dip, eri, (esp), (flam), flo, ful, gbre, int, lap, lon, pra, rub, sil, sflo, sgra, ssca, sste, was.**
- Heterogénea: **art, cor, esp, flam, flav, hirt, mut, scor, sp1.**

Presencia/ausencia de pigmentos en la médula

- Sin pigmentos medulares: **art, bar, cav**, (cer), **cor**, (cri), **dasa, dasp, dip, eri, esp, flam, flo, ful, gbra, gbre, hir, int, lap, lon, pra, rub, sil, sflo, sgra, ssca, sste, was, sp1**.
- Pigmento subcortical anaranjado: **scor**
- Pigmento medular rojo, rosado o amarillo: **cer, cri, flav, mut**.

DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *USNEA*:

Los metabolitos secundarios de las especies de *Usnea* estudiadas en la Península Ibérica y su variabilidad intraespecífica

El género *Usnea* es uno de los más complejos desde el punto de vista taxonómico, debido fundamentalmente a la gran variabilidad morfológica y química que presentan muchas de sus especies. Este aspecto ha sido constatado por numerosos autores que han contribuido a clarificar sus problemas taxonómicos, desde que Motyka (1936–1938) publicara la primera monografía del género. Recientemente, varios estudios basados en *Usnea*, tanto taxonómicos clásicos como filogenéticos, han tratado de reducir las confusiones (Pérez–Vargas *et al.* 2010a, b; Clerc 2007, 2006, 2004, 1998; Törra & Randlane 2007; Azami *et al.* 2004; Articus *et al.* 2002; Herrera–Campos *et al.* 1998; Halonen *et al.* 1998). Aun así, *Usnea* se conoce todavía insuficientemente en muchas regiones, incluso en Europa (Törra & Randlane 2007; Articus *et al.* 2002).

En la Península Ibérica, aunque se han hecho diversos trabajos florísticos que afectan a territorios más o menos extensos de la misma, no se conoce con exactitud la diversidad que este género presenta, por toda la problemática que, debido a su gran plasticidad, envuelve a este género. En *Usnea* es imprescindible conocer los metabolitos secundarios que presentan sus especies, ya que facilita enormemente la identificación, desde un punto de vista clásico, de las mismas. Además, la información obtenida con estos datos, es de gran ayuda para plantear una sistemática integrada como la que pretendemos realizar en este trabajo.

Las sustancias liquénicas y su categoría estructural

Las sustancias liquénicas son compuestos de naturaleza fenólica sintetizados a través de la condensación de acetyl-CoA y malonil-CoA, por la ruta biosintética del acetato polimalonato. Esta ruta incluye la síntesis de **Dépsidos**, **Depsidonas**, **Depsonas**, **Dibenzofuranos**, **Ácidos úsnicos**, Antraquinonas, Cromonas, Xantonas y Ácidos alifáticos (FIG. 1). Las sustancias liquénicas más comunes y exclusivas de los líquenes corresponden a las cinco primeras categorías estructurales.

La base estructural de todos los metabolitos secundarios conocidos la constituyen tres anillos fenólicos, que provienen de dos tipos de ciclaciones de un compuesto de 8 átomos de carbono (ácido tricetooctanóico): la ciclación orselínica y la ciclación floroglucinólica. La ciclación orselínica (en las posiciones 2 y 7) da lugar al **ácido orselínico** o al **ácido β -orselínico** y la ciclación floroglucinólica (en las posiciones 1 y 6) da origen al acetilfloroglucinol que, tras metilarse, se convierte en la **metilfloroacetofenona**, **base estructural de los ácidos úsnicos**. Los **ácidos orselínico y β -orselínico** son la **base estructural de dépsidos, depsidonas, depsonas y dibenzofuranos**. Generalmente estas unidades se asocian de dos en dos mediante enlaces muy restringidos, éster para el caso de los dépsidos y éster y éter para el caso de las depsidonas. Cuando el ácido orselínico es la base estructural, nos referiremos a “unidades del orcinol” y cuando lo es el ácido β -orselínico, a “unidades del β -orscinol”. Las dos unidades

fenólicas que componen tanto dépsidos como depsidonas de la serie del β -orcinol presentan siempre sus posiciones 3 sustituidas con un resto monocarbonado.

Los dépsidos y las depsidonas agrupan a la mayoría de las sustancias liquénicas, y algunas de ellas muestran una gran especificidad, como iremos viendo a lo largo de la presente Memoria.

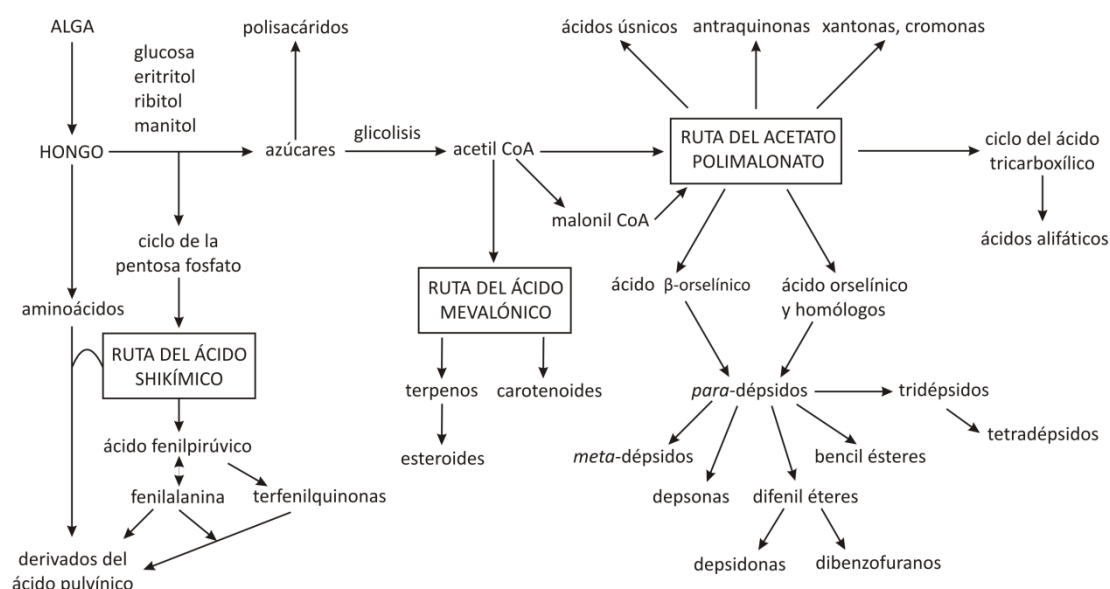


FIG. 1. Rutas biosintéticas de los compuestos liquénicos. Adaptado de Edwards *et al.* (2003).

Resultados

Los resultados obtenidos con este estudio, realizado con el método de cromatografía en capa fina (TLC), se presentan en la TABLA 1. La tabla incluye un resumen del análisis de 2831 especímenes asignados a 32 especies del género en la Península Ibérica. Las sustancias liquénicas detectadas en las *Usnea* de la Península Ibérica y su categoría estructural quedan reflejadas en la TABLA 2.

Dentro del género *Usnea*, no se han detectado meta-dépsidos de la serie del orcinol, grupo de sustancias ampliamente representado en otros géneros de *Parmeliaceae* como *Protousnea*. Este carácter químico fue empleado por Krog (1976) para sustentar la separación de *Protousnea* del género *Usnea*.

La sustancia no identificada SD1 concuerda con la descripción de una sustancia no identificada dada para *Usnea silesiaca* por Clerc (1991). Nosotros la hemos detectado en *Usnea silesiaca*, *U. dasopoga* y *U. wasmuthii*, siempre como sustancia accesoria al ácido salacínico y en un único caso acompañando al ácido psorómico en *U. dasopoga*.

El ácido alifático no identificado AGc concuerda con la descripción de un ácido graso detectado en *Usnea cornuta* por Halonen *et al.* (1998). Hemos detectado este compuesto en *Usnea subcornuta* y en *Usnea* sp. 1, pero no en *U. cornuta*.

TABLA 1. Principales metabolitos secundarios en las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica. n, número total de especímenes examinados; +, presente en todos los especímenes examinados; ±, ocasionalmente presente, a veces en bajas concentraciones; M, sustancia mayoritaria; m, sustancia minoritaria; ap., sólo en apotecios; *, nuevo quimiótipo para Europa; **, nuevo quimiótipo para la especie; ALE, ácido (ác.) alectoriálico; ATR, atranorina; BAR, ác. barbático; BRG, ác. bourgeánico; CAP, ác. caperático; CFP, ác. confumarprotocetrárico; CNV, ác. convirésico; CPSO, ác. conpsorómico; CSAL, ác. consalacínico; CSTI, ác. conestíctico; DBAR, ác. 4—O—demetilbarbático; DIF, ác. difractáico; EA2, eumitrina A2; ESC, ác. escumático; EVE, ác. evérnico; FPRO, ác. fumarprotocetrárico; GAL, ác. galbínico; HTAM, ác. hipotamnólico; LOB, ác. lobárico; MUR, compuesto del ácido murólico; NOR, ác. norestíctico; PRO, ác. protocetrárico; PSO, ác. psorómico; SAL, ác. salacínico; STI, ác. estíctico; STICO, complejo del ácido estíctico; TAM, ác. tamnólico; USN, ác. úsnico; SD1, sustancia no identificada; AGC, ácido alifático no identificado de *Usnea* sp.1 y *Usnea subcornuta*; AGf, ácido alifático no identificado de *Usnea flavocardia*.

		depsidonas														dépsidos								ácidos alifáticos					sustancias no identificadas	bixantonas	ácidos úsnicos	
Especie/quimiótipo	n	CFP	CNV	CPSO	CSAL	CSTI	FPRO	GAL	LOB	NOR	PRO	PSO	SAL	STI	STIco	ALE	ATR	BAR	DBAR	DIF	ESC	EVE	HTAM	TAM	AGc	AGf	BRG	CAP	MUR	SD1	EA2	USN
<i>U. articulata</i> I	17	±	±				M				m							±	±												+	
<i>*U. articulata</i> II	1									m					M																+	
<i>U. barbata</i> I	31				±									M			±														+	
<i>U. barbata</i> II	25																														+	
<i>**U. barbata</i> III	4			m								M																			+	
<i>U. cavernosa</i>	1												M																		+	
<i>U. ceratina</i> I	32																	m	±	M											+	
<i>U. ceratina</i> II	4																			M	m										+	
<i>U. cornuta</i> I	134									±				M	m																+	
<i>U. cornuta</i> II	49				±	±							M				±														+	
<i>U. cornuta</i> III	4																														+	
<i>U. cristatula</i> I	1																	m	m	M											+	
<i>U. cristatula</i> II	1																			M	m										+	
<i>U. dasaea</i>	6							m		±			M																		+	
<i>U. dasopoga</i> I	75				±									M			±													±	+	
<i>**U. dasopoga</i> II	16			±								M																			+	
<i>U. dasopoga</i> III	14																														+	
<i>**U. dasopoga</i> IV	1			m	m							M	M																		+	
<i>U. diplotypus</i> I	4												M				±														+	
<i>U. diplotypus</i> II	1																														+	
<i>U. erinacea</i>	2													M	m																+	
<i>U. esperantiana</i>	85				±	m				±				M	±	±										m					+	
<i>U. flammea</i>	121								±	±				M	m																+	
<i>U. flavocardia</i> I	56			m								M					±									m					+	
<i>*U. flavocardia</i> II	2									M																					+	
<i>U. florida</i> I	114															ap.	±						±	M							+	
<i>U. florida</i> II	3															ap.					M										+	
<i>U. fulvorea</i> gens I	74									M					±	±															+	
<i>U. fulvorea</i> gens II	2									M											m										+	
<i>U. fulvorea</i> gens III	1																														+	
<i>U. glabrata</i> I	96	±	±				M				m																				+	
<i>U. glabrata</i> II	1				m					M	m		M																		+	

		depsidonas														dépsidos										ácidos alifáticos					sustancias no identificadas	bixantonas	ácidos úsnicos
Especie/quimiótipo	n	CFP	CNV	CPSO	CSAL	CSTI	FPRO	GAL	LOB	NOR	PRO	PSO	SAL	STI	STIco	ALE	ATR	BAR	DBAR	DIF	ESC	EVE	HTAM	TAM	AGc	AGf	BRG	CAP	MUR	SD1	EA2	USN	
<i>U. glabrescens</i> I	36	±														±																	+
<i>U. glabrescens</i> II	21															±																	+
<i>U. glabrescens</i> III	1																																+
** <i>U. glabrescens</i> IV	1																																+
<i>U. glabrescens</i> V	2															m																	+
<i>U. hirta</i> I	476	±														±										M							+
<i>U. hirta</i> II	7																																+
<i>U. intermedia</i> I	30																																+
<i>U. intermedia</i> II	7	±														M																	+
** <i>U. intermedia</i> III	3	±														M																	+
<i>U. lapponica</i> I	106	±														M										±							+
<i>U. lapponica</i> II	79	±														M										±							+
<i>U. lapponica</i> III	12																																+
<i>U. lapponica</i> IV	1																									M							+
<i>U. longissima</i>	5															M										M							+
<i>U. mutabilis</i>	21	±																														m	+
<i>U. praetervisa</i>	12															M										±							+
<i>U. rubicunda</i> I	160															±										M							+
<i>U. rubicunda</i> II	5															±										M							+
<i>U. rubicunda</i> III	4															M																	+
<i>U. silesiaca</i>	69	±														M																±	+
<i>U. subcornuta</i>	1	m														M										m							+
<i>U. subfloridana</i> I	##															ap.										±							+
<i>U. subfloridana</i> II	23															ap.										M							+
<i>U. subfloridana</i> III	1															ap.										M							+
<i>U. subgracilis</i>	2															M																	+
<i>U. subscabrosa</i> I	67	±														M										M							+
* <i>U. subscabrosa</i> II	2																																+
<i>U. substerilis</i> I	49	±														M										±							+
** <i>U. substerilis</i> II	33	±														M										±							+
<i>U. substerilis</i> III	14																																+
** <i>U. substerilis</i> IV	2	m														M										±							+
<i>U. wasmuthii</i> I	##	±														M										±						±	+
<i>U. wasmuthii</i> II	35	±														±										±							+
<i>U. wasmuthii</i> III	15	±														M																±	+
<i>U. wasmuthii</i> IV	10																									±							+
<i>U. wasmuthii</i> V	2															M										m							+
** <i>Usnea</i> sp. 1 I	6	M														±										±							+
** <i>Usnea</i> sp. 1 II	2																									M							+

El ácido alifático no identificado AGf ha sido detectado por nosotros en un 82% de los ejemplares de *Usnea flavocardia* y, de acuerdo con Clerc (1984b) es una sustancia característica de esta especie.

TABLA 1. Categoría estructural de las sustancias liquénicas detectadas en *Usnea* de la Península Ibérica.

DÉPSIDOS DEL β -ORCINOL	DEPSIDONAS DEL β -ORCINOL	ÉSTERES BENCÍLICOS	ÁCIDOS ÚSNICOS
<i>p.</i> Ácido barbático, ác. 4-O-demetilbarbático	Ác. confumarprotocetrárico	Ác. alectoriálico	Ácido úsnico
<i>p.</i> Ác. difractáico	Ác. convirésico		
<i>p.</i> Ác. escumático	Ác. conpsorómico	ÁCIDOS ALIFÁTICOS	SUSTANCIAS NO IDENTIFICADAS:
<i>p.</i> Atranorina	Ác. consalacínico	Ác. bourgeánico	Ácidos grasos: AGc, AGf
<i>m.</i> Ác. tamnólico, ác. hipotamnólico	Ác. connoestético	Á. caperático	SD1
	Ác. fumarprotocetrárico	Ác. murólico	
DÉPSIDOS DEL ORCINOL	Ác. galbínico		
<i>p.</i> Ác. evérnico.	Ác. norestético	BIXANTONAS	
	Ác. protocetrárico	Eumitrina A2	
DEPSIDONAS DEL ORCINOL	Ác. psorómico		
Ác. lobárico	Ác. salacínico		
	Ác. estético		
	Complejo del ácido estético (ácidos menegaciáico, conestético, criptoestético)		

En *Usnea*, las depsidonas de la serie del β -orcinol son los compuestos más abundantes. Estos compuestos, son sin duda, el grupo más heterogéneo dentro de las sustancias liquénicas, no sólo por ciertas complicaciones estructurales sino por sus características, únicas dentro de las estructuras moleculares generales en este grupo de sustancias. Posiblemente la más importante sea la aparición de un heterociclo con oxígeno entre los sustituyentes en las posiciones 1 y 6', cuando éstos son un carboxilo y un aldehído respectivamente. Una ciclación de este tipo se encuentra en los ácidos estético, norestético y salacínico, así como en los ácidos connoestético, conestético y consalacínico. La diferencia entre el ácido norestético y connoestético es que el ácido norestético lleva en la posición 3 un grupo aldehído -CHO y el connoestético un alcohol -CH₂OH. La misma diferencia es la que se da entre los ácidos salacínico y consalacínico. La diferencia entre los ácidos estético y conestético es ligeramente distinta, ambos ácidos no difieren en el sustituyente de la posición 3 (-CHO), sino que la posición 3' está metilada en el ácido estético y con un sustituyente (-CH₂OH) en el ácido conestético.

Otra particularidad de estos compuestos es el grado alcohólico de oxidación en el sustituyente de la posición 3', esterificado con un ácido (ácido fumárico) (-CH₂-COO-CH₂-CH₂-COOH) en el caso del ácido fumarprotocetrárico. El alcohol -CH₂OH, como sustituyente en la posición 3', se encuentra libre en los ácidos salacínico y protocetrárico. La posición 3', en los demás casos, se encuentra siempre metilada, pudiendo estar la posición 3 sustituida por -

CH₃ o por –CHO. Otra característica a resaltar es la ausencia total de cualquier sustituyente en la posición 1' en el ácido psorómico, posiblemente por descarboxilación del dépsido precursor. Lo mismo ocurre en el ácido conpsorómico (= 2' oxidemetilpsorómico).

TABLA 2. Sustancias líquénicas importantes detectadas en *Usnea*, con las reacciones que producen con los reactivos más comunes y bajo luz ultravioleta. /= virando a; A= amarillo; AT= atenuado; B= blanco; ±B= blanquecino; ±M= parduzco; N= naranja; R= rojo; RS= rosa.

Química	K	C	KC	PD	UV
Ácidos grasos	–	–	–	–	–
Ácido bourgeánico	–	–	–	–	–
Ácido caperático	–	–	–	–	–
Ácido murólico	–	–	–	–	–
Ácidos úsnicos					
Ácido úsnico	A	–	–	–	–
Dépsidos del orcinol					
Ácido evérnico	–	–	–	–	B
Depsidonas del orcinol					
Ácido lobárico	A pálido	–	–	–	–
Dépsidos del β–orcinol					
Atranorina	A	–	–	A	–/±B débil
Ácido barbático	–	–	N	–	–
Ácido difractáico	–	–	–	–	–
Ácido escumático	–	–	–	–	B
Ácido tamnólico	A	–	R	N	–
Depsidonas del β–orcinol					
Ácido estíctico	A intenso/±M	–	N	N	–
Ácido fumarprotocetrárico	±M	–	N–R	N–R	–
Ácido galbínico	A/M	–	A–N	A	–
Ácido norestíctico	A/R	–	N–R	N	–
Ácido protocetrárico	A	–	RS	R–N	–
Ácido psorómico	A	–	A–N	A–N	B
Ácido salacínico	A/R	–	A–N	A–N	–
Ésteres bencílicos					
Ácido alectoriálico	A	R	R	A	–
Xantonas					
Eumitrina A2	–	–	–	–	–

Las reacciones que producen estas sustancias con los reactivos habituales (reacciones de coloración) se reflejan en la TABLA 3 y las características cromatográficas (TLC) de las sustancias líquénicas más importantes en las especies estudiadas de *Usnea* se muestran en la TABLA 4.

TABLA 3. Características cromatográficas (TLC) de las sustancias liquénicas presentes en *Usnea* referidas al valor de Rf del ácido norestíctico (N) y de la atranorina (A), según la fórmula X/N,A; clase de Rf y coloración tras el revelado con ácido sulfúrico al 10% y posterior calentamiento a 110° C.

Compuesto	Rf (x100)			Clase Rf			Color de la mancha tras sulfúrico + calor	Fluorescencia UV
	A	B	C	A	B	C		
CPSO	28/47,68	31/25,67	10/22,56	3	4–5	2–3	pardo pálido	pardo amarillento tenue
CSAL	3/47,69	2/32,73	0/23,58	1	1	1	rosa anaranjado	+ naranja
CSTI	10/46,68	2/25,67	1/22,56	1–2	1	1	naranja oscuro	—
FPRO	8/46,68	23/26,54	7/21,55	1–2	3	2	gris	—
GAL	37/46,68	22/35,69	11/21,54	3	3	3	amarillo anaranjado brillante	pardo pálido
LOB	38/43,67	36/26,54	29/18,50	3	5	5–6	gris pálido o incoloro	+ azul tenue
NOR	46/46,68	25/25,67	22/22,56	4	4	4	amarillo brillante	—
PRO	8/46,68	17/26,54	4/21,55	1–2	3	2	gris	—
PSO	45/46,68	39/25,67	34/22,56	4	5	5	pardo rosado (A y C), violeta (B)	+ pardo
SAL	19/46,68	6/25,67	3/22,56	2	2	2	naranja intenso	+ naranja mate
STI	35/46,68	13/25,67	12/22,56	3	2	3	naranja	+ naranja
ALE	38/41,65	38/22,54	21/20,53	3–4	5–6	4	rosa crema (A y C), violeta (B)	+ violeta oscuro
ATR	68/46,68	67/25,67	56/22,56	7	7	7	amarillo anaranjado	pardo anaranjado
BAR	48/46,68	63/25,67	44/22,56	4	6	6	amarillo con margen gris azulado	+ pardo anaranjado con el centro oscuro
DIF	45/43,67	43/26,54	40/20,52	4	6	6	amarillo, con margen gris azulado	+ pardo rojizo
ESC	18/43,67	24/29,61	16/20,52	2–3	3	3	azul grisáceo (A), amarillento (B y C)	+++ azul hielo (antes del sulfúrico) + naranja pálido (tras el sulfúrico)
EVE	21/23,69	45/20,67	38/20,55	3–4	6	5–6	amarillo	verde oscuro + halo oscuro
TAM	9/41,65	16/22,54	10/20,53	2	3	2–3	naranja grisáceo (A), naranja (B), naranja rosado (C)	—
AGc	43/45,66	48/33,60	38/21,55	4	5–6	5	—	—
AGf	53/41,67	23/24,53	23/19,53	5	4	4–5	—	—
BRG	57/46,68	47/35,69	45/22,56	5–6	5	6	—	—
CAP	5/47,68	16/21,63	3/19,54	1–2	3–4	1–2	—	—
MUR	46/46,68	34/25,67	27/22,56	4	5	5	—	—
	40/46,68	—	21/22,56	3–4	—	4	—	—
	29/46,68	26/25,67	13/22,56	3	4	3	—	—
SD1	20/40,64	27/28,53	8/19,51	2–3	4	2	grisáceo (A), naranja (B y C)	—
USN	65/46,68	62/25,67	53/22,56	6	6	6	gris verdoso	—

Variabilidad química intraespecífica en *Usnea*

Los resultados muestran que de las 32 especies de *Usnea* estudiadas, 21 de ellas presentan variabilidad química intraespecífica, mientras que 7 de las especies son químicamente constantes: *Usnea dasaea*, *U. esperantiana*, *U. flammea*, *U. mutabilis*, *U. praetervisa*, *U.*

silesiaca y *U. subcornuta* (TABLA 1). La homogeneidad química de una especie está determinada por la dominancia de una sola sustancia en todos los especímenes analizados. La variabilidad química viene determinada por la sustitución de una sustancia mayoritaria por otra de la misma categoría estructural (sustancias relacionadas) o bien por otra u otras de diferente categoría (sustancias no relacionadas).

Algunas especies son poco frecuentes o muy raras en el territorio peninsular, por lo que el número de especímenes que se ha podido estudiar es muy bajo, este es el caso de *Usnea cavernosa*, *U. erinacea* y *U. subgracilis*. Aportamos los datos de sus análisis químicos, aunque éstos son insuficientes para valorar la constancia o variabilidad en la producción de sus metabolitos secundarios. Otra especie muy rara en la Península Ibérica es *Usnea longissima*, de la que pocos especímenes que se han podido estudiar y todos son constantes en su composición química aunque, según la bibliografía consultada, se trata de una especie químicamente variable (Halonen *et al.* 1998; Ohmura 2001, 2012).

Dentro de una especie, para todos aquellos individuos morfológicamente similares pero con diferente composición en sustancias liquénicas, adoptamos el término quimiótipo. En la TABLA 1, estos quimiótipes se han ordenado según su frecuencia de aparición, siendo siempre el quimiótipo I el más abundante. El número de especímenes que representa a algunos quimiótipes es muy reducido, pero son destacados por diferentes motivos: por la variabilidad química puesta de manifiesto en la literatura consultada para otros países; por la sustitución de una sustancia mayoritaria por otra de la misma categoría estructural y por tanto relacionadas desde el punto de vista biosintético, o por la presencia del ácido psorómico como componente mayoritario.

El **ácido psorómico** es un compuesto raro y minoritario dentro del género *Usnea* y en el resto de Europa (Clerc 1984b), mientras que en la Península Ibérica es bastante frecuente y en algunos casos su presencia hace que los quimiótipes que lo incluyen sean de los más abundantes (Ver *Usnea glabrescens*, *U. flavocardia* y *U. lapponica*). Se ha detectado en 4 ejemplares de ***Usnea barbata*** (de un total de 60), siendo el quimiótipo con ácido salacínico el más frecuente. En ***Usnea dasopoga***, reconocemos 4 quimiótipes siendo el más abundante el que produce ácido salacínico (75 ejemplares), además hay 16 ejemplares con ácido psorómico, 14 individuos deficientes en ácidos y 1 único ejemplar con ambos ácidos. Por lo tanto, la síntesis de ambos compuestos, ácidos salacínico y psorómico, puede darse en la misma especie. En ***Usnea flavocardia*** el que contiene el ácido psorómico es el quimiótipo mayoritario (56 ejemplares) y sólo en 2 ejemplares esta sustancia es reemplazada por el ácido norestíctico. En ***Usnea glabrescens*** el quimiótipo más abundante (36 ejemplares) tiene ácido psorómico, estando el resto de quimiótipes definidos químicamente por el ácido norestíctico. En ***Usnea intermedia***, una especie generalmente sin sustancias liquénicas medulares, 7 especímenes tienen ácido salacínico y 3 ácido psorómico. En ***Usnea lapponica*** el ácido psorómico define al quimiótipo más abundante (106 ejemplares) frente a 79 individuos con ácido salacínico. En ***Usnea substerilis*** el ácido salacínico define al quimiótipo más frecuente (49 ejemplares) seguido del que presenta ácido psorómico que define a un segundo quimiótipo (33 ejemplares). Al igual que en *Usnea dasopoga*, 2 individuos muestran ambos ácidos.

Otro compuesto que parece mostrar diferente comportamiento en las *Usnea* de la Península ibérica es el **ácido protocetrárico**, que según la bibliografía y en el resto del mundo, aparece frecuentemente pero como sustancia accesorio: en *Usnea cornuta* (Clerc 1987b), *U. dasopoga* (Clerc 2011b; Ohmura 2001; Halonen *et al.* 1998), *U. diplotypus* (Clerc 2007; Halonen

et al. 1999, 1998), *U. erinacea* (Clerc 2007; Swinscow & Krog 1979), *U. fulvovireagens* (Halonen et al. 1999), *U. intermedia* (Halonen et al. 1998), *U. lapponica* (Halonen et al. 1999), *U. silesiaca* (Halonen et al. 1998) y *U. substerilis* (Halonen et al. 1999). Según nuestros resultados, en las especies ibéricas este ácido nunca se ha detectado como sustancia ocasionalmente presente, sino como sustancia mayoritaria o minoritaria con valor diagnóstico como en el caso de *Usnea glabrata*, *U. subgracilis*, *U. articulata* (I), *U. rubicunda* (III) y *U. subscabrosa* (I).

Las sustancias liquénicas con carácter diagnóstico

En el siguiente listado y para mejor valoración de la importancia de su presencia como carácter taxonómico diagnóstico, se reflejan todos los metabolitos secundarios que hemos detectado en *Usnea*, indicando en qué especies o quimiótipos aparece.

De entre los dépsidos destacamos:

- Ácido (Ác.) difractáico → *Usnea ceratina*, *U. cristatula* y *U. longissima*
- Ác. barbático → *Usnea wasmuthii*
- Ác. escumático → *Usnea florida* (II), *U. subfloridana* (II, III) y *U. wasmuthii* (V)
- Ác. evérnico → *Usnea longissima*
- Ác. tamnólico → *Usnea florida*, *U. subfloridana*, *U. subscabrosa* (II) y *U. wasmuthii* (IV)

De entre las depsidonas destacamos:

- Ác. fumarprotocetrárico → *Usnea articulata* y *U. glabrata*
- Ác. conestístico + ác. salacínico → *Usnea esperantiana*
- Ác. galbínico → *Usnea dasaea*
- Ác. lobárico → *Usnea flammea* (sustancia muy frecuente pero no siempre presente) y *Usnea* sp1 (I)
- Ác. norestístico → *Usnea flavocardia* (II), *U. fulvovireagens* (I,II), *U. glabrata* (II), *U. glabrescens* (II, III, IV) y *U. praetervisa*
- Ác. protocetrárico → *Usnea rubicunda* (III), *U. subgracilis* y *U. subscabrosa*
- Ác. psorómico → *Usnea barbata* (III), *U. dasopoga* (II, IV), *U. flavocardia* (I), *U. glabrescens* (I), *U. intermedia* (III), *U. lapponica* (I) y *U. substerilis* (II, IV)
- Ác. salacínico → *Usnea barbata* (I), *U. cavernosa*, *U. cornuta* (II), *U. dasaea*, *U. dasopoga* (I, IV), *U. diplotypus* (I), *U. esperantiana*, *U. glabrata* (II), *U. glabrescens* (III), *U. intermedia* (II), *U. lapponica* (II), *U. rubicunda* (II), *U. silesiaca*, *U. substerilis* (I, IV) y *U. wasmuthii* (I, III)

De entre los ácidos alifáticos y xantonas destacamos:

- Ác. bourgeánico → *Usnea esperantiana*
- Ác. murólico → *Usnea hirta* y *U. mutabilis*
- Eumitrina A2 → *Usnea mutabilis*

De las 30 sustancias liquénicas detectadas en las especies de *Usnea* estudiadas en la Península Ibérica, exceptuando el ácido úsnico que siempre está presente, así como las sustancias accesorias (ácidos consporómico, consalacínico, 4-O-demetilbarbático), 14 de ellas tienen un gran valor diagnóstico por definir químicamente a unas pocas especies o quimiótipos. De entre los dépsidos destacamos los ácidos difractáico, barbático, escumático (para-dépsidos del β -orcinol), el ácido tamnólico (meta-dépsido del β -orcinol) y el ácido

evérnico (dépsido del orcinol). De entre las depsidonas, destacamos los ácidos fumarprotocetrárico, conestíctico, galbínico, lobárico, norestíctico y protocetrárico. De la misma forma destacamos la eumitrina y los ácidos bourgeánico y murólico.

El **ácido salacínico** es el compuesto más abundante, estando presente en 4 especies a las que define químicamente (*Usnea cavernosa*, *U. dasaea*, *U. esperantiana* y *U. silesiaca*.), así como en diferentes quimiótipos de otras 11 especies, donde su presencia no se puede considerar un carácter químico diagnóstico. En *Usnea cavernosa* y *U. silesiaca*, el ácido salacínico es la única sustancia medular, mientras que en *U. dasaea* y *U. esperantiana* son sustancias accesorias del ácido salacínico, los ácidos galbínico y conestíctico respectivamente.

El **ácido psorómico** es una sustancia con valor diagnóstico, al definir químicamente a *Usnea flavocardia*. De la misma forma, su presencia puede estar relacionada con quimiótipos frecuentes de *Usnea dasopoga*, *U. lapponica*, *U. glabrescens* y *U. substerilis*.

Categorías estructurales implicadas en la variabilidad química intraespecífica

Se valora la categoría estructural de las sustancias liquénicas que definen químicamente a las especies estudiadas de *Usnea*, exceptuando el ácido úsnico siempre presente.

- De las 32 especies estudiadas, la mayoría producen únicamente depsidonas del β -orcinol como sustancias mayoritarias. Este es el caso de 13 especies: *Usnea barbata*, *U. cavernosa*, *U. cornuta*, *U. dasaea*, *U. dasopoga*, *U. diplotypus*, *U. erinacea*, *U. flammea*, *U. glabrata*, *U. intermedia*, *U. praetervisa*, *U. rubicunda* y *U. subgracilis*.
- *Usnea articulata*, *U. fulvoreagens*, *U. glabrescens*, *U. lapponica*, *U. subscabrosa* y *U. substerilis* sintetizan depsidonas del β -orcinol como sustancias mayoritarias y meta-dépsidos del β -orcinol como sustancias acompañantes, no siempre presentes (\pm).
- *Usnea ceratina*, *U. cristatula*, *U. florida*, *U. longissima* y *U. subfloridana*, producen únicamente meta-dépsidos del β -orcinol.
- Únicamente 2 especies, *Usnea subscabrosa* y *U. wasmuthii*, sintetizan como sustancias mayoritarias tanto meta-dépsidos como depsidonas del β -orcinol.
- *Usnea longissima* es la única especie que combina metadépsidos del β -orcinol (ácido difractáico), con el único para-dépsido del orcinol presente en el género *Usnea* en la Península Ibérica, el ácido evérnico.
- *Usnea flammea* es la única especie que combina depsidonas del β -orcinol con la única depsidona del orcinol presente en *Usnea*, el ácido lobárico. El ácido lobárico también ha sido detectado como única sustancia medular en el quimiótipo I de *Usnea* sp. 1.
- *Usnea florida* y *U. subfloridana* son las únicas especies ibéricas que presentan ácido alectoriálico (ésteres bencílicos) ligado a los apotecios.
- *Usnea hirta* y *U. mutabilis* sintetizan ácidos alifáticos (complejo del ácido murólico) junto a cantidades traza de ácido norestíctico (depsidonas del β -orcinol). *Usnea mutabilis*, además, es la única especie ibérica de *Usnea* que sintetiza bixantonas (Eumitrina A2).
- Únicamente *Usnea esperantiana* sintetiza de forma constante ácidos alifáticos (ácido bourgeánico) junto a depsidonas del β -orcinol en la Península Ibérica.
- *Usnea dasopoga*, *U. silesiaca* y *U. wasmuthii* sintetizan depsidonas del β -orcinol y/o meta-dépsidos del β -orcinol, además de la sustancia no identificada SD1.

- *Usnea subcornuta* y *U. flavocardia* acumulan ácidos alifáticos no identificados y que hemos denominado AGc en *U. subcornuta* y AGf en *U. flavocardia*. En ambos casos estos ácidos se presentan junto a diferentes depsidonas del β -orcinol.

Los metabolitos secundarios más frecuentes en las especies de *Usnea* estudiadas son las depsidonas del β -orcinol. De entre ellas, el ácido salacínico es el compuesto más abundante, definiendo químicamente a 4 especies y estando presente además en diferentes quimiótipos de otras 11 especies.

Un total de 21 especies muestran variabilidad química intraespecífica, siendo las más variables *Usnea barbata*, *U. cornuta*, *U. dasopoga*, *U. fulvoreagens*, *U. glabrescens*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. rubicunda*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii*. El mayor número de quimiótipos corresponde a *U. glabrescens* (5), *U. wasmuthii* (5), *U. dasopoga* (4), *U. lapponica* (4) y *U. substerilis* (4). La variabilidad química detectada se debe, fundamentalmente, a la sustitución entre depsidonas del β -orcinol, sustitución entre dépsido del β -orcinol, a la presencia inusual de un dépsido en especies caracterizadas por la presencia de depsidonas, a la combinación de dépsidos y depsidonas (únicamente en *Usnea wasmuthii*) o a la deficiencia en ácidos liquénicos medulares.

Variación química intraespecífica

En la TABLA 1, se han destacado los quimiótipos que han resultado ser novedosos, ya sea para una especie (**) o para Europa (*).

Quimiótipos nuevos para Europa: *Usnea articulata* (II): el complejo del ácido estíctico sustituye al ácido fumarprotocetrárico; *U. flavocardia* (II): el ácido norestíctico sustituye al ácido psorómico que es el carácter químico diagnóstico para la especie; *U. subscabrosa* (II): el ácido tamnólico (dépsido) sustituye al ácido protocetrárico (depsidona) que es la sustancia que caracteriza a esta especie.

Quimiótipos nuevos para la especie: *Usnea barbata* (III): el ácido psorómico sustituye al ácido salacínico; *Usnea dasopoga* (II): el ácido psorómico sustituye al ácido salacínico; *Usnea dasopoga* (IV): presencia de ambos ácidos, psorómico y salacínico; *Usnea glabrescens* (IV): presencia inusual del ácido escumático (dépsido) junto al ácido norestíctico (depsidona); *Usnea intermedia* (III): presencia del ácido psorómico; *Usnea substerilis* (II): presencia del ácido psorómico; *Usnea substerilis* (IV): presencia conjunta de los ácidos salacínico y psorómico.

Se ha detectado la deficiencia en sustancias liquénicas medulares en algunos quimiótipos de 10 de las especies estudiadas: *Usnea barbata* (II), *U. cornuta* (III), *U. dasopoga* (III), *U. diplotypus* (II), *U. fulvoreagens* (III), *U. hirta* (II), *U. intermedia* (I), *U. lapponica* (III) y *U. substerilis* (III). Únicamente en *Usnea intermedia*, el quimiótipo más frecuente es el deficiente en ácidos medulares (30 individuos). En el resto de estas especies, este carácter suele definir a menor número de ejemplares. En algunos casos, como en *Usnea diplotypus* o *U. fulvoreagens*, hace referencia a un único espécimen. En estos casos, esta variabilidad química se destaca por haber sido mencionada por otros autores para diferentes países.

En el grupo que engloba *Usnea barbata*, *U. diplotypus*, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis*, el porcentaje de ejemplares deficientes en ácidos es el más elevado y es en el que se ha detectado un mayor número quimiótipos novedosos. Los taxones definidos en este grupo en base a caracteres morfológicos no se resuelve filogenéticamente (Ver capítulo sobre filogenia).

Se ha procurado correlacionar la variación química detectada con otros caracteres ya sean morfológicos, anatómicos, ecológicos, corológicos o filogenéticos. En los siguientes casos, hemos podido incorporar nuevos datos correlacionados y con valor diagnóstico de los metabolitos secundarios en *Usnea*:

Usnea praetervisa, caracterizada químicamente por la presencia del ácido norestíctico (depsidona), en un principio fue considerada como un quimiótipo o como una subespecie de *U. subfloridana* (Fos & Clerc 2000), la cual está definida químicamente por la presencia del ácido tamnólico (dépsido). Los resultados moleculares confirman que *U. praetervisa* constituye un linaje diferente al de *U. subfloridana*.

De los 8 especímenes que mostramos como ***Usnea* sp. 1**, en 6 hemos detectado la presencia de ácido lobárico, la única depsidona de la serie del orcinol presente en *Usnea* y que es una importante sustancia diagnóstica en el caso de *U. flammea*. La presencia de esta sustancia tan escasa en *Usnea*, nos llevó a asimilar provisionalmente este taxón a *U. cornuta* s. l. Nuestros resultados filogenéticos muestran que *Usnea* sp. 1 se agrupa en un clado monofilético, bien soportado y no relacionado con *U. cornuta* s. str. Consecuentemente, se procedió a realizar una revisión de todos los caracteres, tanto morfológicos como anatómicos de este taxón, y se reconocieron ligeras diferencias con respecto a *U. cornuta* (Ver capítulo sobre descripción de las especies).

En dos ejemplares de ***Usnea subscabrosa* (II)** se ha detectado la presencia del ácido tamnólico (dépsido), en lugar del ácido protocetrárico (depsidona) que define químicamente a esta especie. Aunque presentamos esta variación química como un quimiótipo de la especie, nuevo para Europa, apreciamos ligeras diferencias morfológicas entre estos individuos y los de *U. subscabrosa* s. str. (Ver capítulo sobre descripción de las especies). No se ha podido extraer ADN de estos ejemplares, por lo que asimilamos provisionalmente estos individuos a *U. subscabrosa*, pese a las diferencias observadas. Se precisan más materiales y más análisis para entender bien este nuevo quimiótipo.

DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO USNEA:

Análisis filogenético molecular de *Usnea*. Las especies ibéricas

La demarcación de especies en los hongos liquenizados, especialmente en los grupos con líquenes foliáceos y fruticulosos, se ha basado tradicionalmente en los caracteres morfológicos y químicos. Sin embargo, hay una demostración creciente, basada en estudios moleculares, de que los caracteres morfológicos y químicos no reflejan el número real de especies de hongos liquenizados (Crespo & Lumbsch 2010). Los análisis moleculares han supuesto una revolución en la comprensión, delimitación e identificación de estas especies. Han permitido determinar la diversidad “críptica” de especies indistinguibles hasta el momento a través del uso de los caracteres químicos y morfológicos tradicionales (Crespo *et al.* 2002; Kroken & Taylor 2001). Los tratamientos sistemáticos de grupos taxonómicos concretos, en los que los caracteres fenotípicos son altamente homoplásicos o extremadamente variables, también se han beneficiado enormemente del uso de estas técnicas (Leavitt *et al.* 2011; Articus *et al.* 2002; Taylor *et al.* 2000). El género *Usnea*, dada la excepcional plasticidad química y morfológica de sus especies, es un ejemplo perfecto de las dificultades que presenta la circunscripción de especies cuando solo nos basamos en caracteres fenotípicos (Clerc 1998).

Usnea forma, dentro de la familia *Parmeliaceae*, un linaje monofilético bien soportado, cuyo grupo hermano es el género *Cornicularia* (Divakar *et al.* 2015). La circunscripción del género también ha estado sujeta a debate durante décadas. Se han propuesto numerosas entidades y segregados, incluso se han separado varios géneros (Articus 2004) y se ha dividido en numerosos subgéneros (Wirtz *et al.* 2006; Ohmura 2001). Casi todos los caracteres fenotípicos de importancia taxonómica en su delimitación son homoplásicos, y por ello, sobre todo cuando se consideran de manera individual, resultan inadecuados para segregarlo en grupos de rangos infragenéricos. Sin embargo, si combinamos estos caracteres, entonces resultan discriminantes en la delimitación de especies y la mayoría de las especies circunscritas a partir de caracteres fenotípicos parecen ser monofiléticas (Truong *et al.* 2013b; Kelly *et al.* 2011). Asimismo, dentro del género se han citado casos de especies crípticas (Truong *et al.* 2013b) y los estudios filogenéticos sugieren que los denominados “pares de especies” no constituyen linajes independientes (Wirtz *et al.* 2012; Saag *et al.* 2011; Seymour *et al.* 2007; Articus *et al.* 2002). Dentro de algunos de los clados observados, existe una insuficiente resolución, que puede ser explicada por el bajo número de especies estudiadas (Truong *et al.* 2013b).

En este sentido, con el fin de implicarnos totalmente en la sistemática integrada y para paliar el escaso número de estudios moleculares llevados a cabo en *Usnea*, presentamos aquí una filogenia molecular de este género con especial incidencia en las especies ibéricas. Los principales objetivos de este estudio son: 1) examinar de manera crítica la delimitación de las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica; 2) elucidar las relaciones filogenéticas de las especies de *Usnea* pertenecientes al clado *Usnea*.

Para ello, estudiamos y obtuvimos secuencias de tres marcadores moleculares, el ITS del DNA ribosómico y dos marcadores que codifican a proteínas, *rpb1* y *mcm7*. Estos marcadores han demostrado poder resolver con acierto las relaciones entre los taxones de *Usnea* y con el resto de los parmeliáceos (Divakar *et al.* 2015; Truong *et al.* 2013b). El ITS rDNA es un marcador ampliamente usado en los análisis filogenéticos de hongos, produce una señal con

una gran variabilidad genética inter- e intraespecífica, lo que nos permite discriminar entre especies (Truong *et al.* 2013b). Además de que ha sido adoptado como el marcador primario para el Código de Barras (Barcode) de los hongos (Schoch *et al.* 2012). El gen *rpb1* se ha usado con éxito para obtener filogenias muy bien apoyadas, aunque también para discriminar entre especies próximas (Schoch *et al.* 2012; Wirtz *et al.* 2008; Crespo *et al.* 2007). Por otro lado, el marcador *mcm7*, recientemente desarrollado, nos ayuda a discriminar entre especies de una forma similar a como lo hace el ITS (Divakar *et al.* 2015; Truong *et al.* 2013b). Adicionalmente, se revisaron los caracteres morfológicos y químicos utilizados tradicionalmente en la discriminación de especies de *Usnea*. A continuación y para facilitar la lectura y análisis de este capítulo de la memoria doctoral, incluimos un apartado con los materiales y métodos reducidos, que aparecen más extendidos en el capítulo general correspondiente.

Materiales y métodos

Material biológico

En este análisis filogenético, se ha seleccionado material de 135 especímenes de 34 especies distintas (incluido el grupo externo) pertenecientes al género *Usnea*. Se han generado nuevos datos moleculares de 57 especímenes de 23 especies distintas, procedentes de diferentes regiones de la Península Ibérica con representación de la mayor variabilidad morfológica y química. El resto de los datos se obtuvieron de GenBank.

La metodología para el estudio morfológico, químico y distribucional de las especies estudiadas se puede consultar en el capítulo correspondiente. Los datos obtenidos tras estos análisis se pueden también consultar en los capítulos descriptivos correspondientes.

Como grupos externos se usaron: una especie del clado *Dolichousnea* (*Usnea longissima*) y dos especies del clado *Eumitria* (*Usnea baileyi* y *U. pectinata*). Estos clados, se reconocen de trabajos previos (Articus 2004; Ohmura & Kanda 2004; Truong *et al.* 2013b), y se consideran grupos hermanos del clado *Usnea*, al cual pertenecen todas las especies ibéricas aquí incluidas. La matriz de datos final incluye 274 secuencias, 144 procedentes de GenBank y 130 generadas para este estudio, de los marcadores ITS, *rpb1* y *mcm7*. Los códigos de los especímenes, la localidad, las sustancias líquénicas, el trabajo en el que han sido publicadas y los números de referencia de GenBank, se proporcionan en la TABLA 1.

Extracción de ADN, amplificación PCR y secuenciación

La extracción de ADN se realizó en los especímenes frescos, recolectados en diferentes puntos de la Península Ibérica, con no más de 6 años de antigüedad. Se seleccionó el eje central de ramas sanas con una lupa binocular con el fin eliminar posibles patógenos. Estos fragmentos fueron sumergidos en acetona durante dos horas con el fin de extraer los metabolitos secundarios.

Para facilitar la extracción de ADN las muestras fueron previamente pulverizadas utilizando varillas de vidrio; este proceso se facilitó añadiendo una pequeña cantidad de arena estéril y sumergiendo cada ependorf en nitrógeno líquido. Una vez pulverizado el material, se trituró junto al tampón de lisis a 65°C y se incubó a temperatura ambiente durante 72 horas, realizando una segunda trituración al día siguiente. El ADN total fue obtenido empleando el kit de extracción DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Barcelona) siguiendo las instrucciones del

fabricante, con pequeñas modificaciones descritas en Crespo *et al.* (2001) y Blanco *et al.* (2004).

Se escogieron tres regiones del ADN celular para realizar las reconstrucciones filogenéticas: el marcador ribosómico nuclear ITS y parte de los genes codificantes de proteínas *mcm7* y *rpb1*. Los cebadores utilizados para amplificar estas regiones, mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), fueron ITS1F (Gardes & Bruns 1993), ITS4 (White *et al.* 1990), X_mcm7_F (Leavitt *et al.* 2011), mcm71348rev (Schmitt *et al.* 2009), RPB1_MH_F (Leavitt *et al.* 2013) y RPB1-Crev (Matheny *et al.* 2002). En todos los casos las reacciones se realizaron con un volumen final de 20 µl y empleando un volumen de ADN molde procedente del eluado E2 de 3 µl.

Las PCR se llevaron a cabo en un termociclador automático (Techne Progene). El programa de amplificación para ITS fue el siguiente: desnaturalización inicial a 95°C durante 5 min; 35 ciclos de amplificación de 95°C durante 1 min, 54°C durante 1 min y 72°C durante 1.5 min; extensión final a 72°C durante 10 min. El programa para la amplificación de *mcm7* fue: desnaturalización inicial a 94°C durante 10 min; 40 ciclos de 94°C durante 45 seg, 56°C durante 50 seg y 72°C durante 1 min; extensión final a 72°C durante 8 min. Para la región *rpb1* se comenzó con una desnaturalización inicial a 94°C durante 5 min, y se empleó un protocolo compuesto por dos variantes en la temperatura de anillamiento, en el primero se realizaron seis ciclos, una temperatura de desnaturalización de 94°C durante 1 min, una temperatura de anillamiento de 56°C durante 1 min descendiendo 1°C cada siguiente ciclo y una temperatura de elongación de 72°C durante 1.5 min. Este proceso fue seguido con 30 ciclos a una temperatura de anillamiento de 52°C durante 1 min; las temperaturas así como los tiempos de desnaturalización y elongación de la cadena fueron los mismos (94°C durante 1 min y 72°C durante 1.5 min respectivamente). La extensión final se realizó a 72°C durante 5 min.

Los productos de PCR fueron purificados usando la enzima ExoStar (GE Healthcare). El protocolo seguido fue el recomendado por la casa con alguna modificación: de cada producto de PCR se tomaron 7 µl y se llevaron a tubos de microcentrífuga estériles de 0,2 ml a los que se les añadió 3 µl de enzimas ExoStar. Los tubos de microcentrífuga con la mezcla de producto de PCR y enzima fueron llevados a un termociclador automático MJ Research modelo PTC-100, donde fueron sometidos a 37 °C durante 15 min, 80 °C durante 30 min y enfriamiento a 4 °C durante un tiempo indeterminado. La secuenciación se realizó en el Centro de Genómica de la Universidad Complutense de Madrid (Parque Científico de Madrid), usando los mismos cebadores empleados en la PCR.

Alineamiento de secuencias y análisis filogenéticos

Todas las secuencias obtenidas fueron examinadas en BLAST, para una confirmación inicial de sus identidades, y se revisaron con Seqman II v. 5.07 (DNASTAR Inc.) para la búsqueda de errores de lectura. Posteriormente se editaron manualmente usando el programa MEGA v6.06 (Tamura *et al.* 2013), ya que algunas secuencias tenían intrones a 3' de SSU antes de la región ITS. Dichos intrones fueron eliminados de la matriz. Se elaboraron tres matrices independientes para cada gen. Las secuencias fueron alineadas automáticamente con MUSCLE (Edgar 2004) y con MAFFT (Kato *et al.* 2002), usando el modelo GNSI-G. Las regiones ambiguas fueron eliminadas de todos los alineamientos utilizando el software Gblocks 0.91b (Castresana 2000) en Gblocks Server y usando la opción 'less stringent selection'. Para evaluar si los diferentes loci podían combinarse en un análisis filogenético conjunto, se utilizó el test de congruencia entre las matrices de distancia o CADM (Campbell *et al.* 2011; Legendre & Lapointe 2004). Al no encontrar incongruencias entre los loci, los conjuntos de datos fueron combinados en una nueva matriz.

Las particiones fueron realizadas empleando el programa PartitionFinder (Lanfear *et al.* 2012). Los modelos de sustitución y la estimación de parámetros fueron seleccionados mediante el programa jModltest 0.1.1 (Posada 2008). Los mejores modelos disponibles para cada una de las particiones fueron TrNef + I + G para las particiones de ITS y *rpb1* y K81 + I + G para la partición de *mcm7*.

Las matrices alineadas, tanto las de los loci individuales como la concatenada, fueron analizadas mediante el método de máxima verosimilitud (*Maximum Likelihood*, ML), con el criterio de optimización implementado en RAxML v.7.0.4 (Stamatakis *et al.* 2008; Stamatakis 2006) y los parámetros por defecto. Los análisis fueron ejecutados en la página web de CIPERS. El apoyo de los nodos se calculó mediante el análisis de 1000 pseudorréplicas. Debido a que sólo puede usarse un único modelo en todas las particiones, se seleccionó el modelo de evolución GTRGAMMA implementado en RAxML.

Para el método de inferencia bayesiana se ha utilizado el programa MrBayes v3.2 (Ronquist *et al.* 2012), utilizando una matriz con los tres loci y con las particiones obtenidas anteriormente. Las probabilidades posteriores de cada rama del árbol se calcularon utilizando el Método de Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) (Huelsenbeck & Ronquist 2001). Se realizaron dos actuaciones independientes, con 10.000.000 generaciones, partiendo de un árbol aleatorio y usando 8 cadenas simultáneas. El conjunto final de los árboles de salida se obtuvo manteniendo el último árbol cada 1000 generaciones realizadas. Las primeras 250.000 generaciones (*i. e.*, los primeros 2500 árboles) fueron descartadas para evitar incluir en la muestra los árboles que se generaron antes de la convergencia de las cadenas de Markov. El árbol consenso de mayoría se calculó empleando la opción sumt de MrBayes, con los promedios de las longitudes de las ramas y de las probabilidades posteriores.

Se consideró que los clados estaban bien apoyados cuando su valor de *bootstrap* era igual o superior al 70% y su probabilidad posterior superior o igual al 0.95. Los árboles filogenéticos se editaron empleando los programas FigTree v1.3.1 (Rambaut 2009) y CorelDRAW Graphics Suite X3.

TABLA 1. Especímenes incluidos en el estudio, con su localidad, principales metabolitos secundarios, fuente y números de acceso de GenBank. En negrita aparecen las secuencias nuevas generadas para este estudio.

Especie	Código del espécimen	Localidad	Sustancias líquénicas	Fuente	ITS	<i>mcm7</i>	<i>rpb1</i>
<i>U. articulata</i>	EA-4425	España, Cantabria	PRO, FUM, CNV, CFP	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. articulata</i>	EA-4426	España, Cantabria	PRO, FUM, CNV, CFP	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. articulata</i>	EA-4619	España, Gran Canaria	–	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. articulata</i>	1	Inglaterra	PRO	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943545	–	JN992591
<i>U. articulata</i>	2	Inglaterra	PRO	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943508	–	JN992558
<i>U. articulata</i>	3	España, Tenerife	–	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN086278	KR995687	KR995513
<i>U. baileyi</i>	4	Japón	–	Ohmura (2002)	AB051050	–	–
<i>U. barbata</i>	EA-4427	España, Madrid	SAL	Este estudio	ITS4a	mcm71348	f-RPB1-Cr
<i>U. barbata</i>	EA-4560	España, Asturias	DA	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. barbata</i>	EA-4561	España, Asturias	SAL	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. ceratina</i>	EA-4438	España, Cantabria	DIF, BAR	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. ceratina</i>	5	Inglaterra	DIF	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943550	–	JN992596
<i>U. cornuta</i>	EA-4486	España, Cádiz	SAL, CSAL	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. cornuta</i>	EA-4489	España, Orense	NOR, STI Compl.	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr

Especie	Código del espécimen	Localidad	Sustancias líquénicas	Fuente	ITS	mcm7	rpb1
<i>U. cornuta</i>	EA-4491	España, Orense	SAL, CST	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. cornuta</i>	6	EE.UU	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837300	JQ837343	-
<i>U. cornuta</i>	7	Escocia	-	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943526	-	JN992572
<i>U. cornuta</i>	8	Gales	-	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943532	-	JN992578
<i>U. cornuta</i>	9	Escocia	-	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943507	-	JN992557
<i>U. cornuta</i>	EA-4487	Portugal, Minho	NOR, STI, STI Compl.	Este estudio	ITS-2KL	-	-
<i>U. cornuta</i>	10	Irlanda	SAL	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943562	-	JN992604
<i>U. cornuta</i>	11	Inglaterra	STI	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943559	-	JN992601
<i>U. cornuta</i>	12	Perú	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837299	JQ837342	-
<i>U. cornuta</i>	13	Francia	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837301	JQ837344	-
<i>U. cornuta</i>	14	Madeira	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837302	JQ837345	-
<i>Usnea</i> sp. 1	EA-4488	España, Orense	Agc	Este estudio	ITS-2KL	-	f-RPB1-Cr
<i>Usnea</i> sp. 1	EA-4490	España, Orense	LOB	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>Usnea</i> sp. 1	EA-4568	España, Orense	LOB, ATR	Este estudio	ITS-2KL	-	f-RPB1-Cr
<i>Usnea</i> sp. 1	EA-4612	Portugal, Minho	LOB	Este estudio	ITS-2KL	-	-
<i>U. cornuta</i> s.l.	15	Perú	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837296	JQ837339	-
<i>U. cornuta</i> s.l.	16	Ecuador	GAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837297	JQ837340	-
<i>U. cornuta</i> s.l.	17	Perú	GAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837298	JQ837341	-
<i>U. cristatula</i>	EA-4439	España, Cádiz	DIF, BAR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. dasaea</i>	18	Perú	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837305	JQ837348	-
<i>U. dasaea</i>	19	Ecuador	GAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837306	JQ837349	-
<i>U. dasopoga</i>	EA-4480	España, Orense	PSO, CPSO	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. dasopoga</i>	EA-4481	España, Orense	SAL	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	-
<i>U. dasopoga</i>	EA-4609	Portugal, Minho	SAL, SD1	Este estudio	ITS-2KL	-	-
<i>U. dasopoga</i>	20	Escocia	SAL	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943557	-	JN992600
<i>U. dasopoga</i>	21	Escocia	SAL	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943556	-	JN992599
<i>U. dasopoga</i>	22	Japón	-	Ohmura (2011)	AB623074	KR995688	-
<i>U. erinacea</i>	23	Galápagos	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837307	JQ837350	-
<i>U. esperantiana</i>	EA-4452	España, Orense	SAL, CST, BRG	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. esperantiana</i>	24	Escocia	SAL	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943511	-	JN992560
<i>U. esperantiana</i>	25	Inglaterra	SAL	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943551	-	JX163853
<i>U. flammea</i>	EA-4484	España, Orense	NOR, STI Compl., LOB	Este estudio	ITS-2KL	-	-
<i>U. flammea</i>	EA-4485	España, Cantabria	NOR, STI Compl., LOB	Este estudio	-	mcm71348r	-
<i>U. flammea</i>	EA-4616	Portugal, Minho	NOR, STI Compl.	Este estudio	ITS-2KL	-	-
<i>U. flammea</i>	26	Inglaterra	-	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943548	-	JN992594
<i>U. flammea</i>	27	Inglaterra	-	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943546	-	JN992592
<i>U. flavocardia</i>	EA-4436	España, Orense	PSO, Agf	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. flavocardia</i>	EA-4437	España, Orense	PSO, Agf	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	-
<i>U. florida</i>	EA-4453	España, Cantabria	ESC	Este estudio	ITS-2KL	-	f-RPB1-Cr
<i>U. florida</i>	EA-4454	España, Orense	TAM	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. florida</i>	EA-4455	España, Orense	TAM	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. florida</i>	28	Inglaterra	TAM	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943538	-	JN992584
<i>U. florida</i>	29	Gales	TAM	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943535	-	JN992581
<i>U. florida</i>	30	Suecia	-	Parsys	Parsys	-	Parsys

Especie	Código del espécimen	Localidad	Sustancias líquénicas	Fuente	ITS	mcm7	rpb1
<i>U. fragilescens</i>	31	Escocia	STI	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943509	–	JN992559
<i>U. fragilescens</i>	32	Bolivia	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837310	JQ837353	–
<i>U. fragilescens</i>	33	Bolivia	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837309	JQ837352	–
<i>U. fragilescens</i>	34	Escocia	STI	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943525	–	JN992571
<i>U. fulvoreaens</i>	EA-4429	España, Orense	NOR, STI Compl.	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. fulvoreaens</i>	EA-4618	Portugal, Minho	NOR, STI Compl.	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. fulvoreaens</i>	35	Irlanda	STI	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943522	–	JN992570
<i>U. fulvoreaens</i>	36	Escocia	STI	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943513	–	JN992563
<i>U. fulvoreaens</i>	37	Estonia, Condado Tartu	–	Parsys	Parsys	Parsys	Parsys
<i>U. glabrata</i>	38	Escocia	PRO	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943512	–	JN992561
<i>U. glabrata</i>	39	Suiza	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837313	JQ837356	–
<i>U. glabrescens</i>	EA-4473	España, Málaga	NOR, STI Compl.	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	–
<i>U. glabrescens</i>	EA-4610	Portugal, Minho	NOR, STI Compl.	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. glabrescens</i>	40	Inglaterra	STI	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943543	–	JN992589
<i>U. glabrescens</i>	41	Escocia	SAL	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943506	–	JN992556
<i>U. glabrescens</i>	42	Finlandia, Savonia Norte	–	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN086309	KR995689	KR995514
<i>U. hirta</i>	EA-4456	España, Madrid	NOR, MUR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. hirta</i>	EA-4611	Portugal, Minho	MUR	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. hirta</i>	43	Escocia	DA	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943529	–	JN992575
<i>U. hirta</i>	44	Escocia	DA	Kelly <i>et al.</i> (2011)	JN943528	–	JN992574
<i>U. hirta</i>	45	Noruega, Hordaland	–	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN086310	KR995690	KR995515
<i>U. intermedia</i>	EA-4567	España, Lérida	–	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. intermedia</i>	46	Austria	–	Sprille <i>et al.</i> (2011)	JN009731	JN009762	–
<i>U. intermedia</i>	47	Austria	–	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN086314	–	–
<i>U. lapponica</i>	EA-4471	España, Valencia	PSO	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. lapponica</i>	EA-4472	España, Palencia	DA	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. lapponica</i>	EA-4474	España, Madrid	PSO	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. lapponica</i>	EA-4476	España, Zamora	PSO, CPSO	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. lapponica</i>	48	Estonia	–	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN086316	–	–
<i>U. lapponica</i>	49	Estonia	–	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN086318	–	–
<i>U. longissima</i>	50	Japón	–	Ohmura (2002)	AB051642	–	–
<i>U. longissima</i>	51	?	–	Rolstad <i>et al.</i> (2013)	JX978195	–	–
<i>U. macaronesica</i>	52	Azores	–	Millanes <i>et al.</i> (2014)	KJ406283	–	–
<i>U. macaronesica</i>	53	Azores	–	Millanes <i>et al.</i> (2014)	KJ406282	–	–
<i>U. mutabilis</i>	54	Japón, Yamanashi	–	Ohmura (2002)	AB051650	KR995691	–
<i>U. pectinata</i>	55	Indonesia	–	Ohmura (2002)	AB051656	AB720731	–
<i>U. praetervisa</i>	EA-4430	España, Ávila	NOR, STI	Este estudio	ITS4a	–	f-RPB1-Cr
<i>U. praetervisa</i>	EA-4431	España, Ávila	NOR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. praetervisa</i>	EA-4432	España, Huelva	NOR	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. rubicunda</i>	EA-4447	España, Orense	STI Compl.	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. rubicunda</i>	EA-4613	Portugal, Minho	STI, STI Compl.	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. rubicunda</i>	EA-4887	España, Huelva	PRO	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. rubicunda</i>	56	Galápagos	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837315	JQ837357	–
<i>U. rubicunda</i>	57	Bolivia	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837316	JQ837358	–
<i>U. rubicunda</i>	58	Perú	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837317	JQ837359	–
<i>U. rubicunda</i>	59	Bolivia	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837318	JQ837360	–

Especie	Código del espécimen	Localidad	Sustancias líquénicas	Fuente	ITS	<i>mcm7</i>	<i>rpb1</i>
<i>U. rubicunda</i>	60	Escocia	STI	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943518	–	JN992567
<i>U. rubicunda</i>	61	Irlanda del Norte	STI	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943516	–	JN992566
<i>U. rubicunda</i>	62	Madeira	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837319	JQ837361	–
<i>U. rubicunda</i>	63	Japón, Nara	–	Parsys	AB368487	Parsys	–
<i>U. silesiaca</i>	EA-4617	Portugal, Minho	SAL	Este estudio	ITS-2KL	–	–
<i>U. silesiaca</i>	64	Ecuador	SAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837331	JQ837370	–
<i>U. subcornuta</i>	EA-4888	España, Huelva	NOR, STI Compl.	Este estudio	–	–	–
<i>U. subcornuta</i>	65	Ecuador	GAL	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837327	JQ837366	–
<i>U. subcornuta</i>	66	Francia	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837325	JQ837364	–
<i>U. subfloridana</i>	EA-4449	España, Ávila	ESC	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. subfloridana</i>	EA-4450	España, Zamora	TAM	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. subfloridana</i>	67	Escocia	TAM	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943540	–	JN992586
<i>U. subfloridana</i>	68	Gales	TAM	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943537	–	JN992583
<i>U. subfloridana</i>	69	Japón, Nagano	–	Ohmura (2002)	AB051664	–	–
<i>U. subglabrata</i>	70	Bolivia	STI	Truong <i>et al.</i> (2013)	JQ837312	JQ837355	–
<i>U. subscabrosa</i>	EA-4442	España, Cádiz	PRO	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. subscabrosa</i>	EA-4443	España, Cádiz	PRO	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. substerilis</i>	EA-4468	España, Ávila	PSO, CPSO	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. substerilis</i>	EA-4469	España, Madrid	SAL	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4562	España, Córdoba	SAL	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4470	España, Jaén	SAL, BAR	Este estudio	ITS-2KL	–	f-RPB1-Cr
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4445	España, Jaén	SAL	Este estudio	ITS4a	–	–
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4460	España, Jaén	SAL, BAR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	–
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4461	España, Ávila	ESC, BAR	Este estudio	ITS-2KL	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4462	España, Ávila	PSO, BAR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	–
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4463	España, Ávila	ESC, BAR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	f-RPB1-Cr
<i>U. wasmuthii</i>	EA-4464	España, Orense	SAL, BAR	Este estudio	ITS4a	mcm71348r	–
<i>U. wasmuthii</i>	71	Escocia	SAL, BAR	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943541	–	JN992587
<i>U. wasmuthii</i>	72	Gales	BAR	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943536	–	JN992582
<i>U. wasmuthii</i>	73	Gales	SAL	Saag <i>et al.</i> (2011)	JN943530	–	JN992576
<i>U. wasmuthii</i>	74	Inglaterra, Devon	–	Parsys	Parsys	Parsys	Parsys

Resultados

Se han obtenido un total de 130 secuencias nuevas para este estudio (TABLA 1): 60 secuencias de ITS rDNA, 36 de *mcm7* y 34 de *rpb1*. Existe una cantidad relativamente grande de datos fallidos, ya que la amplificación de *mcm7* y *rpb1* es compleja y, pese a los esfuerzos realizados, no se logró en muchos casos. La matriz de datos combinados tiene 1594 caracteres (442 en ITS, 522 en *mcm7* y 630 en *rpb1*), 1104 sitios son constantes y 490 variables, de los cuales 368 sitios son parsimoniosamente informativos (146 en ITS, 117 en *mcm7* y 105 en *rpb1*). El árbol consenso de mayoría obtenido en la inferencia bayesiana se muestra en la Fig. 1, con las probabilidades posteriores significativas sobre las ramas. Para el análisis bayesiano, el valor de lnL fue –8151.9488, con una desviación estándar de ± 0.2636 . El valor lnL del mejor árbol ML fue –7797.032920. El análisis ML produjo un árbol de máxima verosimilitud que no contradice la topología del árbol bayesiano, y los valores de bootstrap significativos quedan reflejados en el árbol bayesiano, situados debajo de las ramas.

Los resultados del test de congruencia CADM arrojaron unos valores de $W = 5.461393e^{-1}$, $\chi^2 = 1.082421e^5$ y $\text{prob.perm} = 1.000000e^{-3}$, por lo que no se encontraron incongruencias entre los loci. Los árboles obtenidos de cada gen no muestran ningún conflicto. El árbol generado únicamente con ITS se muestra en la FIG. 4, los árboles de *rpb1* y *mcm7* no se muestran.

Las especies de *Usnea* presentes en la Península Ibérica, pertenecen todas a un mismo clado que se corresponde con el subgénero tradicionalmente circunscrito como *Usnea*, a excepción de *Usnea longissima* que pertenece al clado *Dolichousnea* (Articus 2004; Ohmura 2002). El árbol consenso obtenido puede dividirse en 4 clados, referidos aquí como Clado-1, Clado-2, Clado-3 y Clado-4, de los cuales únicamente están bien soportados el Clado-3 y el Clado-4.

El Clado-1 no está soportado. En él se han incluido únicamente dos taxones caracterizados por poseer talos pequeños y erectos con las ramas constreñidas, *Usnea flavocardia* (pp = 1; bootstrap = 100) y *U. glabrata* (pp = 0.99; bootstrap = 100). Estos taxones se sitúan dentro del clado *Usnea*-3 en el estudio realizado por Truong *et al.* (2013). Ambos taxones presentan una amplia distribución y se precisa un estudio más profundo incluyendo un mayor número de secuencias de ejemplares procedentes de distintas regiones.

El Clado-2 no está soportado y las relaciones entre especies sólo están parcialmente resueltas. Se corresponde con la sección *Ceratinae* descrita por Ohmura (2002, 2001) y el clado *Usnea*-4 descrito por Truong *et al.* (2013b). Es muy diverso y contiene a un gran número de especies, incluyendo a *Usnea subscabrosa* (sólo árbol ITS). Puede dividirse en dos grandes grupos. El primero, sin apoyo, incluye al “par de especies” *Usnea ceratina*-*U. cristatula* (pp = 0.99; bootstrap = 98), un grupo formado por *Usnea dasaea* y *U. cornuta* s. l. (pp = 0.98; bootstrap = 78) y un grupo formado por los taxones pertenecientes al complejo de *Usnea rubicunda* y que incluye a *Usnea rubicunda* y *U. erinacea* (pp = 0.99; bootstrap = 91). El segundo grupo, apoyado (pp = 0.60; bootstrap = 74), incluye a *Usnea mutabilis* y *U. subcornuta*, cuya relación con otros taxones no está establecida, y varios subgrupos. El primero de ellos (pp = 0.90; bootstrap = 77) incluye por un lado a *Usnea flammea* (pp = 1; bootstrap = 100) y por otro a *U. esperantiana* (pp = 1; bootstrap = 100). El segundo subgrupo (pp = 0.99; bootstrap = 79) incluye a *Usnea articulata* (pp = 1; bootstrap = 99) y a *U. hirta* (pp = 1; bootstrap = 100) y en el tercero se localizan todos los ejemplares de *U. cornuta* s. str.

El Clado-3 (pp = 1; bootstrap = 100) está formado por un conjunto de especies recientemente descritas, e incluye a *Usnea macaronesica* (sólo árbol ITS). Parte de los taxones del clado *Usnea*-3 definido por Truong *et al.* (2013b) se sitúan aquí. Los ejemplares de *Usnea cornuta* s. str. procedentes de la Península Ibérica, forman un grupo monofilético bien soportado (pp = 1; bootstrap = 100) dentro de este clado.

El Clado-4 (pp = 0.99; bootstrap = 68) se corresponde con la sección *Usnea* descrita por Ohmura (2002, 2001) y el clado *Usnea*-2 descrito por Truong *et al.* (2013b). Las relaciones entre las especies no están resueltas y las longitudes de rama son cortas. El grupo más basal dentro de este clado incluye a ejemplares pertenecientes a *Usnea fragilescens*. Los ejemplares de *Usnea wasmuthii* no forman un grupo monofilético dentro del clado y su posición no está apoyada, aunque todos los ejemplares ibéricos se encuentran dentro de un mismo clado. El par de especies *Usnea florida*-*U. subfloridana* forman un mismo grupo (pp = 0.99; bootstrap = 83) en el que ambos taxones aparecen entremezclados. El taxón fértil *Usnea intermedia* junto a los taxones sorediados *Usnea lapponica*, *U. barbata* y *U. substerilis* forman un complejo de taxones entremezclados sin ninguna resolución. Los ejemplares de *Usnea dasopoga* forman un grupo monofilético, apoyado en el árbol de ITS pero no en el árbol consenso con los tres genes. *Usnea fulvoreagens* y *U. glabrescens* forman un grupo bien soportado (pp = 1;

bootstrap = 97), en el que ambos taxones son monofiléticos. En el caso de *Usnea silesiaca*, los resultados no permiten inferir su posición filogenética.

De las 24 especies procedentes de la Península Ibérica, 11 han resultado ser monofiléticas (*Usnea articulata*, *U. dasopoga*, *U. esperantiana*, *U. flammea*, *U. flavocardia*, *U. fulvoreagens*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. praetervisa*, *U. subcornuta* y *U. subscabrosa*). *Usnea cornuta* y *U. wasmuthii* han resultado ser polifiléticas, aunque todos los ejemplares ibéricos de *Usnea wasmuthii* se encuentran dentro de un mismo grupo. *Usnea barbata*, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis* no forman grupos monofiléticos, sino que constituyen un único grupo de taxones entremezclados, al igual que ocurre con los “pares de especies” *Usnea florida*–*U. subfloridana*, *Usnea erinacea*–*U. rubicunda* y *Usnea cristatula*–*U. ceratina*, donde los componentes del “par de especies” forman un grupo monofilético de especímenes entremezclados. La posición de *Usnea silesiaca* permanece dudosa.

Discusión

El árbol consenso inferido de los análisis, empleando tres genes concatenados, se subdivide en 4 clados. Estos clados concuerdan con los propuestos por Truong *et al.* (2013b), excepto en el caso del clado *Usnea*–3, que en el presente estudio se separa en dos clados: Clado–1 (que incluye a *Usnea glabrata* y *U. fulvoreagens*) y Clado–3 (incluye a ejemplares de *Usnea cornuta* s. l., *U. macaronesica* y *U. subglabrata*).

Usnea barbata, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis* no son monofiléticas sino que constituyen un grupo de taxones entremezclados (Clado–4, FIG. 3). Este clado está poco soportado (pp = 0.71; bootstrap = 72), y uno de los especímenes procedente de España no está incluido dentro de este clado y su relación no está soportada. Este grupo está caracterizado por una ramificación dicótoma anisotómica, ramas no constreñidas en el punto de fijación y un córtex delgado, con presencia de fovéolas y depresiones. Asimismo, la producción de metabolitos secundarios y la distribución es muy similar en todos estos taxones. Los taxones pertenecientes a este clado difieren fundamentalmente en la estrategia reproductiva y en la presencia/ausencia de isidiomorfos y la forma de los soracios, que tradicionalmente han sido considerados caracteres morfológicos de gran importancia en la delimitación de especies dentro del género *Usnea* (Herrera–Campos *et al.* 1998; Clerc 1987a). Nuestro estudio demuestra que los caracteres empleados para circunscribir estas especies no son adecuados para definir este taxón.

Los ejemplares de *Usnea wasmuthii* no forman un grupo monofilético y su posición no está apoyada, aunque todos los ejemplares ibéricos se encuentran situados dentro de un mismo clado. Este taxón está ampliamente distribuido por regiones boreales y montañosas del hemisferio norte, en Eurasia y Norteamérica (Ohmura 2012; Halonen 2000). Son precisos estudios más detallados y con más material para reevaluar la variación morfológica y genética de este taxón.

Usnea cornuta se caracteriza por presentar ramas hinchadas, ramas secundarias constreñidas en el punto de inserción y soracios punctiformes cubiertos de isidiomorfos. Esta especie oceánica ha sido citada en Europa, Macaronesia, Sudamérica, este y oeste de Norteamérica, Japón y Australia (Clerc 2007) y presenta una gran variabilidad química y morfológica (Herrera–Campos *et al.* 2001; Clerc 1987a, 1987b). Los ejemplares pertenecientes a esta especie, recolectados en diferentes regiones, no forman un grupo monofilético, sino que se dividen en 3–4 clados bien soportados. La polifilia de esta especie ya ha sido demostrada en trabajos previos (Truong *et al.* 2013b) y nuestros resultados concuerdan con

estos estudios. Los ejemplares ibéricos se agrupan en dos clados (FIG. 2): i) *Usnea cornuta* s. str. forma un grupo monofilético dentro del Clado-2, e incluye individuos procedentes de diferentes regiones que producen los ácidos estíctico o salacínico, y ii) cuatro ejemplares de *U. cornuta* s. l. (en el resto de la memoria aparece como *Usnea* sp. 1), caracterizados por producir ácido lobárico o un ácido graso sin identificar, y con ligeras variaciones morfológicas respecto a *U. cornuta* s. str. Estos ejemplares forman un grupo monofilético dentro del Clado-3 y hermano de dos ejemplares de *U. cornuta* s. l. procedentes de Sudamérica, los cuales fueron propuestos como una nueva especie por Truong *et al.* (2013b). Los resultados demuestran que la delimitación de *Usnea cornuta* debe restringirse al grupo central que presenta los ácidos salacínico o estíctico, y una variación morfológica probablemente inferior a la que se suponía. Estos ejemplares los hemos considerado como una especie nueva, apoyada por caracteres moleculares, morfológico y químicos (Ver los capítulos correspondiente y la discusión general) dentro del complejo de *Usnea cornuta*, no obstante, se precisa más material y más estudios antes de describir formalmente este taxón. Por estas razones en el resto de la memoria aparece como *Usnea* sp. 1.

La variación en la composición de metabolitos secundarios forma parte de la variación intraespecífica, aunque parece resultar de alguna utilidad en la delimitación de clados superiores (Lumbsch 1998; Printzen 2010). Los taxones pertenecientes a los Clados-1, 2 y 3 producen depsidonas o ácidos grasos como sustancias mayoritarias y los dépsidos, en los raros casos en los que aparecen, lo hacen como sustancias minoritarias o acompañantes (Ver capítulo sobre metabolitos secundarios). Únicamente el par de especies *Usnea ceratina*–*U. cristatula* produce dépsidos (ácidos difractáico, barbático y/o escumático) como sustancias mayoritarias. Los taxones pertenecientes a estos clados se extienden por áreas de influencia oceánica en la Península Ibérica, a excepción de *Usnea hirta* y *U. glabrata*, que se distribuyen por áreas continentales. Los taxones pertenecientes al Clado-4, por el contrario, muestran preferencias continentales o en algunos casos suboceánicas (Ver capítulo sobre distribución) y producen una mayor cantidad de dépsidos, tanto como compuestos mayoritarios o como sustancias acompañantes frecuentes. Dépsidos y depsidonas tienen diferente estructura (Huneck & Yoshimura 1996), y las diferencias en su producción podrían interpretarse como un rasgo adaptativo ocurrido durante la diversificación de este clado y que permite ocupar diferentes regiones climáticas (Divakar *et al.* 2013).

El Clado-4 está bien soportado, pero las relaciones entre las especies permanecen sin resolver y la longitud de las ramas es corta. Lumbsch & Wirtz (2011) explicaron la falta de resolución dentro del clado *Neuropogon* debido a la escasez de caracteres variables dentro del conjunto de datos, y es probable que la incorporación de más genes mejore la resolución de la filogenia. Además, un evento de radiación rápida podría explicar la presencia de longitudes de rama cortas y las relaciones no resueltas dentro de este clado. Las especies de la Península Ibérica *Usnea barbata*, *U. dasopoga*, *U. florida*, *U. fulvorenagens*, *U. glabrescens*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. praetervisa*, *U. silesiaca*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii* se encuentran en este clado. La expansión post-glacial (Gómez & Lunt 2006) a finales del cuaternario condujo a una gran diversificación de la biota en el hemisferio Norte, tanto a nivel de especies como de poblaciones (Hansson *et al.* 2008; Kadereit *et al.* 2004; Hewitt 2000). Esta hipótesis preliminar ya fue propuesta por Truong *et al.* (2013b), y permitiría explicar también las diferencias ecológicas de las especies de los distintos clados, de manera que el Clado-4 comenzaría su diversificación durante la retirada de los hielos, colonizando zonas más interiores y continentales. Estos eventos de rápida evolución son difíciles de trazar empleando únicamente la filogenia, y son precisos datos adicionales que apoyen esta hipótesis. El conocimiento limitado acerca de la distribución de las especies no permite establecer

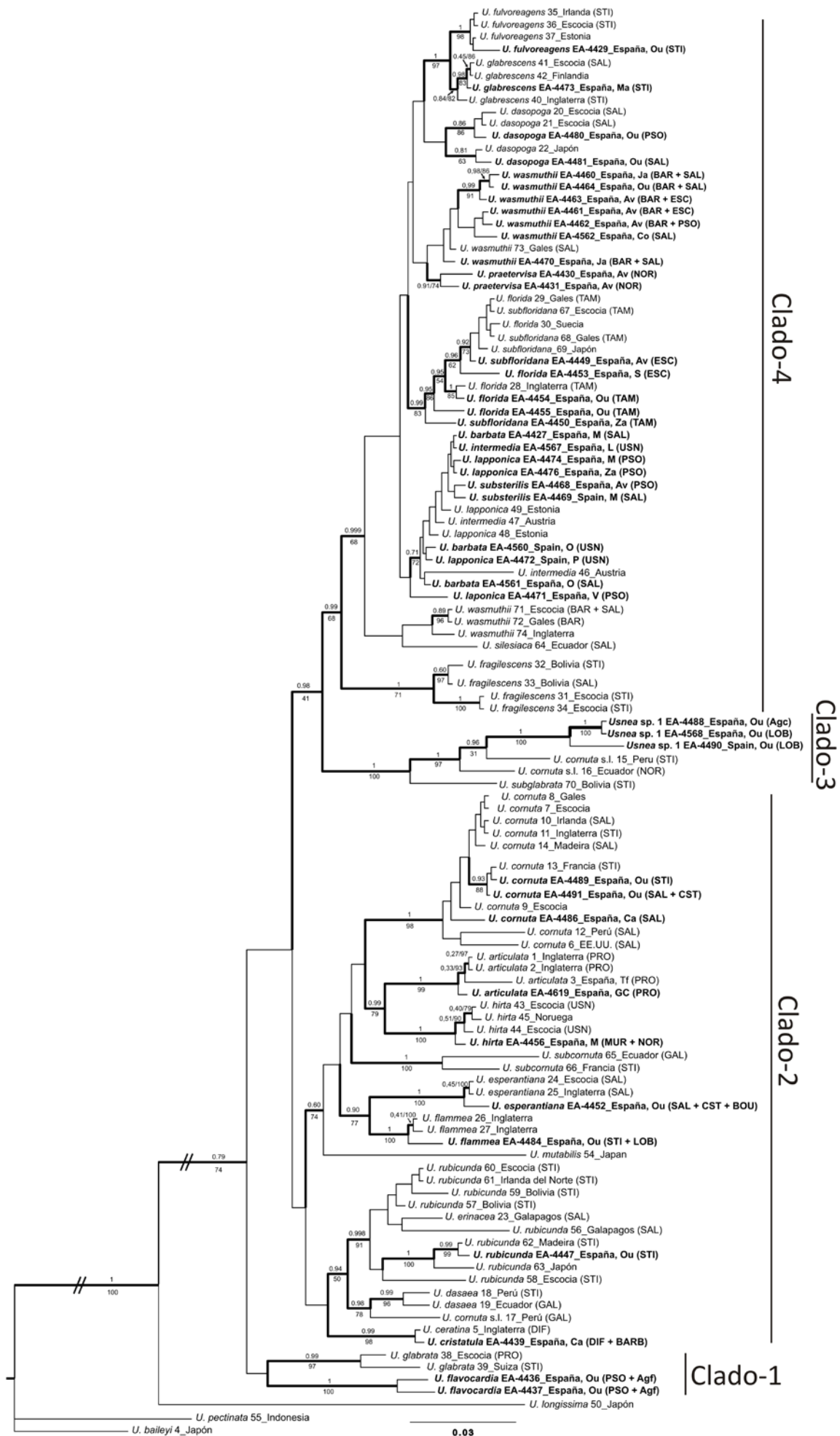
conclusiones definitivas por el momento. Sin embargo, estos resultados sugieren que los estudios de modelización ecológica podrían proporcionar datos interesantes en las reconstrucciones filogenéticas dentro del género *Usnea*.

Entre los taxones estudiados encontramos tres casos de “pares de especies”: *Usnea florida*–*U. subfloridana*, *U. erinacea*–*U. rubicunda* y *U. cristatula*–*U. ceratina* (Clados–1 y 4, FIG. 1). Los resultados obtenidos, en los que los componentes del par de especies forman un grupo monofilético de especímenes entremezclados, concuerdan con estudios previos, lo que sugiere que son morfotipos extremos de una misma especie y que, por lo tanto, deberían ser considerados conspecíficos (Wirtz *et al.* 2012; Seymour *et al.* 2007; Articus *et al.* 2002).

Prácticamente todos los caracteres de importancia taxonómica en la delimitación de especies (Clerc 1998) parece haber evolucionado varias veces de forma independiente durante la historia evolutiva del género *Usnea*, aunque la combinación de estos caracteres permite en muchos casos delimitar correctamente las especies. En el caso de los pares de especies, la diferente estrategia evolutiva no supone la aparición de taxones distintos. En *Usnea wasmuthii*, los ejemplares procedentes de distintas regiones de Europa no forman un grupo monofilético, aunque todos los ejemplares ibéricos sí aparecen dentro del mismo clado. Por último, en el grupo que incluye a *Usnea barbata*, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis*, las diferentes especies descritas teniendo en cuenta caracteres morfológicos y químicos, aparecen entremezcladas dentro de un mismo clado y no se segregan en linajes independientes.



FIG. 1 (En la página siguiente). Árbol consenso obtenido en la inferencia bayesiana empleando ITS, *rpb1* y *mcm7*. Las probabilidades posteriores significativas se muestran sobre las ramas. Los valores de bootstrap significativos, obtenidos en los análisis ML, se sitúan debajo de las ramas. Las ramas remarcadas en negrita indican que están bien soportadas ($pp \geq 0.95$ y/o $bootstrap \geq 70$). El género *Usnea* se subdivide en cuatro clados: Clado-1, Clado-2, Clado-3 y Clado-4. En el Clado-3.



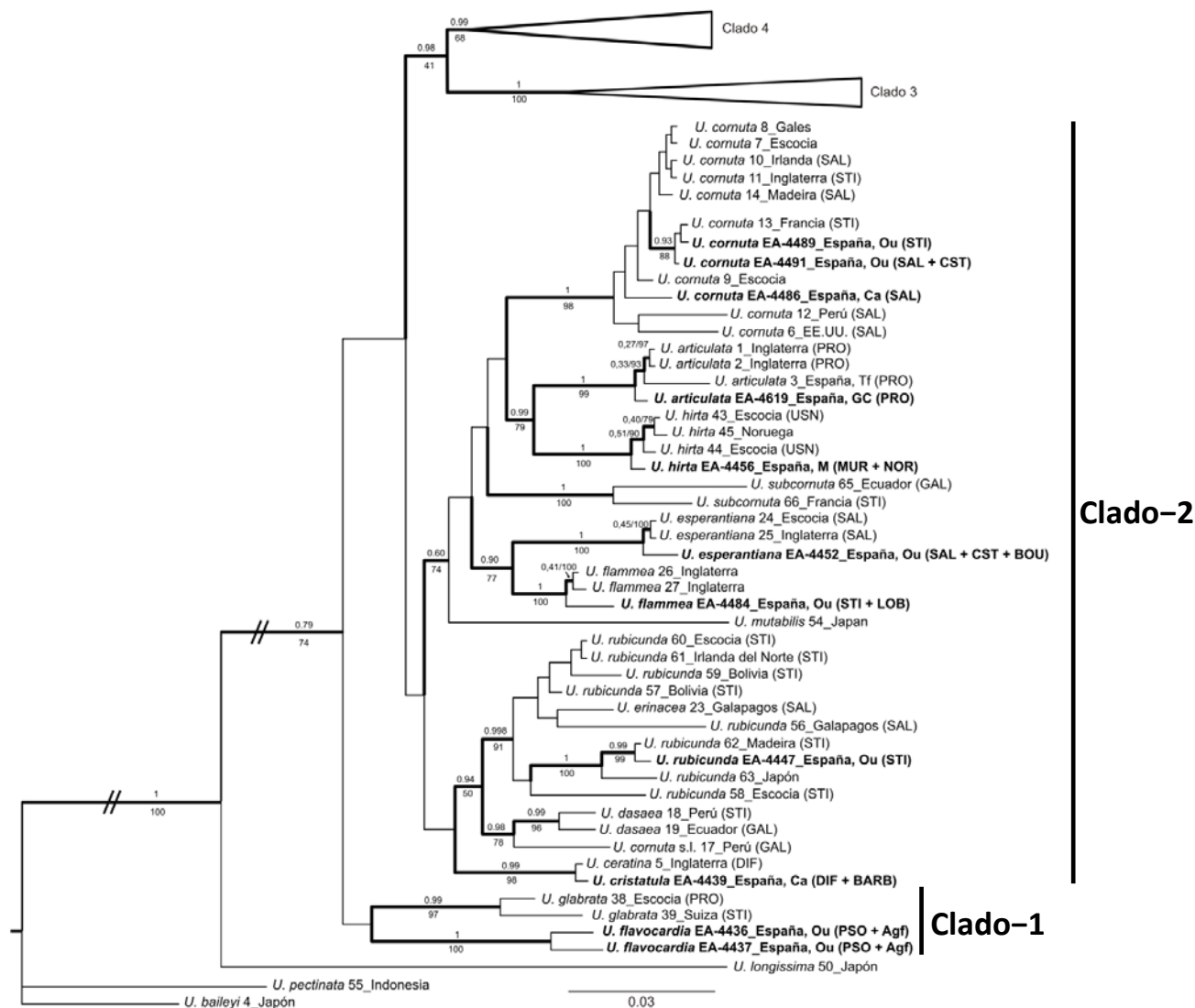


FIG. 2. Detalle del árbol consenso obtenido en la inferencia bayesiana empleando ITS, *rpb1* y *mcm7* y que muestra los Clados-1 y 2. Las probabilidades posteriores significativas se muestran sobre las ramas. Los valores de bootstrap significativos, obtenidos en los análisis ML, se sitúan debajo de las ramas. Las ramas remarcadas en negrita indican que están bien soportadas ($pp \geq 0.95$ y/o $bootstrap \geq 70$). Se indican los siguientes quimiótipos: Agc, ácido graso no identificado de *Usnea* sp. 1; Agf, ácido graso no identificado de *Usnea flavocardia*; BAR, ácido barbático; BOU, ácido bourgeánico; CST, ácido conestístico; DIF, ácido difractáico; ESC, ácido escuamático; GAL, galbínico; LOB, ácido lobárico; MUR, complejo del ácido murólico; NOR, ácido norestístico; PRO, ácido protocetrárico; PSO, ácido psorómico; SAL, ácido salacínico; STI, ácido estístico; TAM, ácido tamnólico; USN, sólo ácido úsnico.



FIG. 3. Detalle del árbol consenso obtenido en la inferencia bayesiana empleando ITS, *rpb1* y *mcm7* y que muestra los Clados-3 y 4. Las probabilidades posteriores significativas se muestran sobre las ramas. La leyenda empleada es la misma que en el árbol de la Fig. 2. En el Clado-3.

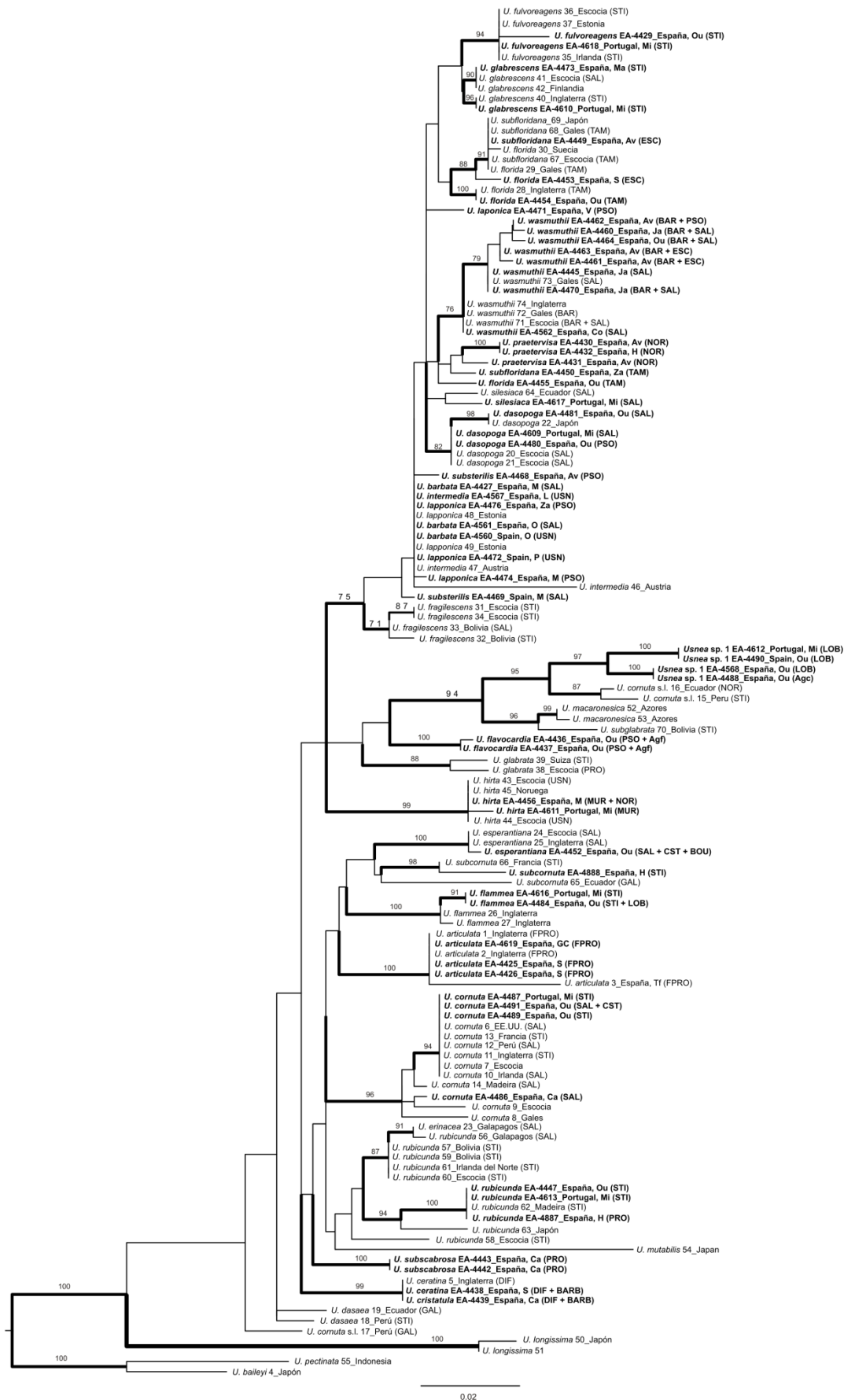


Fig. 4. Árbol consenso obtenido mediante ML, y empleando únicamente secuencias de ITS. Los valores de bootstrap significativos (≥ 70) se muestran sobre las ramas. Las ramas remarcadas en negrita indican soporte. Los quimiótipos que se indican son los mismos que los empleados en el árbol de la Fig. 2.

DELIMITACIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *USNEA*:

Patrones de distribución de las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica. Distribución de las especies en una zona de ecotono

En los últimos años, con el desarrollo de potentes técnicas estadísticas y de los Sistemas de Información Geográfica (SIG), ha surgido una importante herramienta en el estudio de la biodiversidad, los Modelos de Distribución de Especies (MDE).

Sin embargo, los estudios que analizan la distribución geográfica de los líquenes son muy escasos, especialmente si los comparamos con los de angiospermas o pteridófitos. Pese a todo, los líquenes presentan varias características que podrían proporcionar información biogeográfica muy valiosa: son considerados organismos muy antiguos (Lutzoni *et al.* 2001), su distribución se puede relacionar fácil y \pm directamente con el clima (Mies & Lösch 1995) y muestran una gran capacidad de propagación (Kappen & Straka 1988; Mies & Lösch 1995). La escasez de investigaciones biogeográficas probablemente sea consecuencia de un escaso conocimiento corológico de la mayoría de las especies de líquenes (Martínez *et al.* 2014).

Los primeros trabajos sobre biogeografía de líquenes presentaban los datos, en general, de una manera subjetiva y la mayoría los explicaban basándose en razonamientos inductivos (Otte *et al.* 2002; Cáceres *et al.* 2000; Goward & Ahti 1997; Moberg 1994; Jørgensen 1994; Galloway 1994, 1991a, 1991b, 1988; Almborn 1985; Kurokawa 1972; Yoshimura 1968). Más recientemente, Printzen & Lumbsch (2000) analizaron la variabilidad molecular para determinar en qué momento y lugar se diversificaron *Biatora* y *Phyllospora*, basándose en consideraciones biogeográficas. Lücking (2003) acometió el estudio comparativo de las regiones florísticas de Takhtajan y la biogeografía de líquenes foliícolas, proponiendo seis regiones geográficas para los líquenes: 1) Neotropical, 2) Paleotropical africana, 3) Paleotropical oriental, 4) Región Valdiviana, 5) Región Tética (áreas subtropicales de la Macaronesia, Mediterráneo y Oeste de la región Irano-Turánica) y 6) Región Neozelandesa-Tasmánica. En la Península Ibérica, estudios recientes se han centrado en reconocer los factores que influyen en la distribución de los líquenes (Martínez *et al.* 2003; Martínez *et al.* 2006; Martínez *et al.* 2014).

El género *Usnea*, incluyendo a *Neuropogon*, está presente en todos los continentes, desde las regiones polares, incluyendo la Antártida, a los bosques tropicales. Su diversidad es menor en las zonas áridas y árticas que en las regiones más húmedas de latitudes templadas (Halonen *et al.* 1998). Hay muy pocos estudios sobre la distribución de los distintos taxones de este género, y en todos los casos están únicamente basados en registros de presencia de especies, como resultado general de la realización de floras. En la Península Ibérica, los estudios llevados a cabo sobre distribución de líquenes son muy recientes. Fos & Clerc (2000), realizaron un estudio sobre el género *Usnea*, sobre las especies que viven sobre el alcornoque (*Quercus suber*) ibérico, procurando correlacionar la presencia de determinados taxones con factores ambientales, aunque de una forma intuitiva.

El presente análisis tiene como objetivo averiguar si podemos reconocer o no grupos de especies, dentro del género *Usnea* en la Península Ibérica, con patrones de distribución significativamente similares [elementos florísticos (Birks 1976)]. Adicionalmente, se reconocen y discuten las áreas de la Península Ibérica que, según nuestros datos, tienen un mayor número de especies (alfa diversidad). A continuación y para facilitar la lectura y análisis de este capítulo de la memoria, incluimos un apartado con los materiales y métodos reducidos, que aparecen más extendidos en el capítulo general correspondiente.

Materiales y métodos

Área de estudio y variables dependientes

Para reconocer los diferentes patrones de distribución de las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica, se ha recurrido al modelado ecológico. Éste constituye una herramienta que nos permite inferir las zonas potencialmente idóneas para la presencia de estas especies en función de las diferentes características ambientales. Dado que la aptitud de estos taxones es una variable inicialmente desconocida y que no puede medirse directamente sobre el terreno, los MDE, se construyen mediante datos verificables de localizaciones de las especies (Mateo *et al.* 2012). Para ello se ha recurrido a los datos procedentes del resto de los análisis realizados en esta memoria, obtenidos tanto por recolecciones propias, como por el estudio de materiales de herbario.

Para realizar los MDE, se seleccionaron 13 especies de *Usnea*, que contaban con un número variable de registros de presencia (esto no se refiere al número de ejemplares): *Usnea barbata* = 21, *U. cornuta* = 45, *U. florida* = 33, *U. fulvovireagens* = 30, *U. glabrescens* = 45; *U. hirta* = 92, *U. intermedia* = 9, *U. lapponica* = 67, *U. rubicunda* = 63, *U. subfloridana* = 108, *U. subscabrosa* = 23, *U. substerilis* = 50, *U. wasmuthii* = 94.

Predictores ambientales

Las variables ambientales empleadas en el presente estudio son climáticas (TABLA 1). Para ello se recurrió a la base de datos cartográfica Worldclim (Hijmans *et al.* 2005). Este recurso es libre, gratuito y presenta cobertura mundial. Muchas de las variables empleadas están fuertemente correlacionadas. En una primera aproximación, se emplearon todas las variables ambientales y cada uno de los métodos empleados señaló mediante un estadístico las variables ambientales que más contribuyen a la construcción de los modelos. Posteriormente, todos los análisis fueron repetidos seleccionando, de forma manual, los predictores ambientales más significativos. Para ello se realizó primero un análisis de correlación entre todas las variables, para detectar problemas de multicolinealidad, y se escogieron aquellas que habían contribuido de manera más significativa a explicar la distribución de las especies en los modelos obtenidos tras los primeros análisis.

Métodos de modelado ecológico

Para obtener resultados fiables construimos los MDE empleando cuatro métodos distintos, MAXENT, GAM, GLM y MARS. En total se produjeron nueve modelos distributivos para cada

especie, dos con cada uno de los métodos (el primero empleando todas las variables y el segundo con una selección manual de variables) más un modelo consenso de todos los modelos generados. La validación de los modelos se realizó empleando el mismo conjunto de datos con los que ejecutamos los MDE, ya que es útil en los modelos que intentan explicar las distribuciones actuales, como es nuestro caso (Segurado & Araujo 2004). La valoración se realizó mediante el estadístico AUC (Área bajo la curva ROC; Ver capítulo sobre materiales y métodos).

TABLA 1. Variables ambientales bioclimáticas (Bioclim) empleadas en la elaboración de los MDE.

Variable	Descripción de la variable
Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Media del rango diurno (media mensual (temperatura máx. – temperatura mín.))
Bio3	Isotermicidad = (Bio2/Bio7) *100
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango de temperatura anual (Bio5–Bio6)
Bio8	Temperatura media del cuartil más húmedo
Bio9	Temperatura media del cuartil más seco
Bio10	Temperatura media del cuartil más cálido
Bio11	Temperatura media del cuartil más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de las precipitaciones (coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del cuartil más húmedo
Bio17	Precipitación del cuartil más seco
Bio18	Precipitación del cuartil más cálido
Bio19	Precipitación del cuartil más frío

Mapas de riqueza específica potencial (diversidad alfa) y distribución de las especies en una zona de ecotono

Para elaborar los mapas de alfa diversidad (modelado a nivel de comunidad), se combinaron los MDE individuales para cada una de las especies (Modelado a Nivel Específico) (Ferrier & Guisan 2006). Para ello se emplearon los modelos realizados anteriormente, a los cuales se añadieron modelos realizados en Maxent para 8 especies adicionales.

De acuerdo con los resultados obtenidos, se realizó un muestreo en la zona con mayor diversidad alfa, para lo cual se escogió como área para el estudio la Reserva de la Biosfera Transfronteriza de Gerês–Xurés, situada entre Minho (Portugal) y Lugo (España). Esta Reserva de la Biosfera es una gran zona de ecotono entre la Región Mediterránea y la Región Eurosiberiana, por lo que cuenta con una gran variedad de hábitats que contribuyen a su riqueza florística. En esencia se trata de un territorio de relieve abrupto, sometido a un clima

caracterizado por grandes contrastes entre las partes altas y las bajas. Las partes altas tienen elevadas precipitaciones e inviernos largos y rigurosos. Estas duras condiciones se suavizan en las zonas bajas, asociadas a los principales cursos fluviales, los cuales en algunos casos discurren por valles muy protegidos y fuertemente encajados, en los que las precipitaciones son más escasas (datos del Instituto de Biodiversidade Agraria e Desenvolvemento Rural 2008).

Se realizaron muestreos al azar en 11 localidades distintas de la Reserva (Fig. 1) recolectando un total de 403 ejemplares. Se proporciona un listado de las localidades muestreadas con los siguientes datos: altitud, coordenadas UTM y sustratos sobre los que se han recolectado los especímenes.

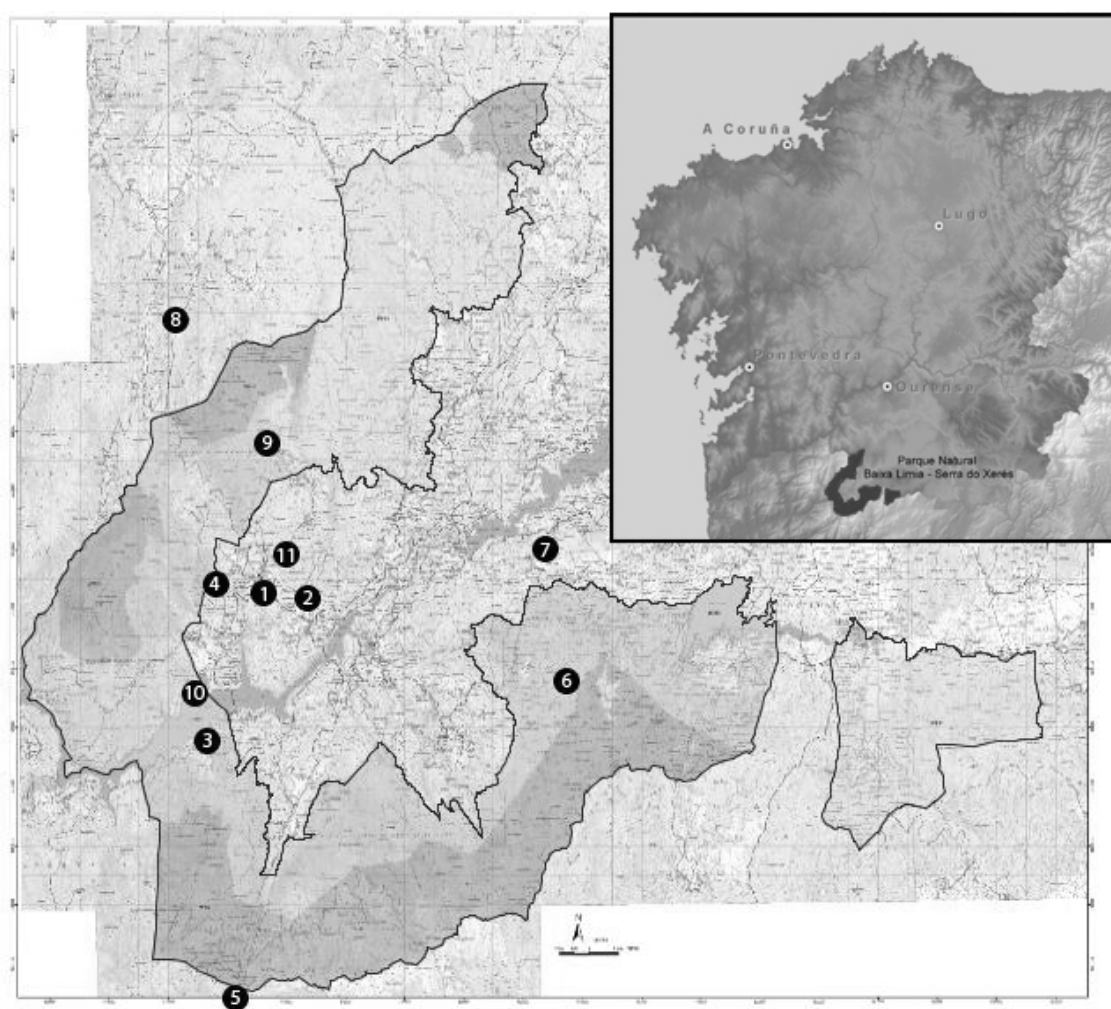


FIG. 1. Localización geográfica del parque transfronterizo Gerês-Xurés y localidades estudiadas.

1- ESPAÑA: Orense, Entrimo, A Terrachán, 500 m, 29T 57322 464250; 29T 57303 464282; 29T 57325 464255, sobre, *Pinus pinaster*, *Pyrus communis* y *Ficus carica*. **2- ESPAÑA: Orense**, Entrimo, Río Pacín, 470 m, 29T 57470 464240, sobre *Acacia dealbata*, *Alnus glutinosa*, *Quercus pyrenaica* y *Quercus suber*. **3- ESPAÑA: Orense**, A Escusalla, Compostela, 430 m, 29T 57131

463754, sobre *Castanea sativa*, *Crataegus monogyna*, *Quercus robur* y un muro granítico. **4- ESPAÑA: Orense**, Entrimo, ruta Ecuestre, Río Agro, 430 m, 29T 57162 464286, sobre *Pinus pinaster*, *Quercus pyrenaica* y *Quercus robur*. **5- PORTUGAL: Minho**, Portela do Home, Parque Nacional “Peneda–Gerês”, 740–760 m, 29T 57223 462884, 29T 57223 462839, sobre *Castanea sativa*, *Erica arborea*, *Quercus robur*, madera muerta y roca granítica. **6- ESPAÑA: Orense**, Alvite, pista hacia Salgueiro, refugio, 1035–1125 m, 29T 58304 463959, 29T 58347 463957, 29T 58351 463938, sobre *Betula* sp., *Pinus sylvestris* y *Ulex* sp. **7- ESPAÑA: Orense**, Caldos (Santa María), carretera hacia Reparde, 700 m, 29T 58273 464404, sobre *Castanea sativa* y *Quercus robur*. **8- PORTUGAL: Minho**, Sierra de Peneda, carretera a Castro Laboreiro, 900–1000 m, 29T 57036 465366, 29T 57021 465180, sobre *Quercus robur*. **9- ESPAÑA: Orense**, Queguas, ruta al dolmen, 1050 m, 29T 57331 464760, sobre *Quercus robur* y la parte superior de un muro granítico cubierto de musgo, bajo el dosel arbóreo. **10- ESPAÑA: Orense**, Embalse de Lindoso, Lantemil, 340 m, 29T 57089 463918, sobre *Pinus pinaster*. **11- ESPAÑA: Orense**, Parque Natural Baixa Limia–Serra do Xurés, Entrimo, mirador de San Rosendo do Pedreirinho, 740 m, 2T057400 464385, sobre *Pinus pinaster*.

Resultados

Valoración de los distintos MDE a nivel de especie

Se han generado un total de 117 modelos, 9 por cada una de las especies (1 modelo consenso, 2 MAXENT, 2 GLM, 2 GAM y 2 MARS). Los valores de AUC obtenidos para cada uno de los modelos (exceptuando el modelo consenso) se muestran en la TABLA 2.

La mayor parte de los modelos generados muestran un ajuste muy bueno o excelente. Los mejores resultados los ofrecen MARS y MAXENT (FIG. 2). Los valores de AUC son inferiores en aquellos modelos generados con un ajuste de variables que en aquellos en los que se emplearon todos los predictores ambientales. Las especies cuyos modelos presentaron unos menores valores de AUC son *Usnea wasmuthii*, *U. substerilis*, *U. glabrescens*, *U. fulvoreaens* y *U. subfloridana*.

GLM es el método con el que se han obtenido los resultados más variables. GAM es el método que muestra mayores diferencias entre los AUC de aquellos modelos que emplean todas las variables y aquellos que usan únicamente una selección de las mismas, siendo estos últimos los que presentan valores menores de AUC.

Los mapas consenso obtenidos muestran que las especies estudiadas pueden agruparse según dos patrones de distribución distintos. De esta forma nos encontramos un Grupo–1 que incluye a: *Usnea cornuta*, *U. florida*, *U. fulvoreaens*, *U. rubicunda* y *U. subscabrosa*, y un Grupo–2 que incluye a: *Usnea barbata*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii*.

TABLA 2. Valores de AUC de los modelos de distribución de especies generados. En los modelos GLM, GAM y MARS la evaluación se realizó empleando los mismos puntos de calibrado (evaluación intrínseca) y mediante validación cruzada (partición Kfold). Se indican las variables seleccionadas manualmente, escogidas tras un análisis de correlación y teniendo en cuenta aquellas que habían contribuido de manera más significativa en la generación de los modelos para cada una de las especies.

Especie	Tipo Modelo	Variables seleccionadas	Maxent	GLM		GAM		MARS	
			AUC	evaluación intrínseca	partición Kfold	evaluación intrínseca	partición Kfold	evaluación intrínseca	partición Kfold
<i>Usnea barbata</i>	Sin selección de variables	Bio 2, 8, 10, 11, 15, 18	0.976	0.992	0.972	1	0.975	1	0.983
	Selección manual de variables		0.97	0.94	0.937	1	0.937	0.999	0.94
<i>U. cornuta</i>	Sin selección de variables	Bio 2, 4, 9, 11, 12, 15, 19	0.956	0.965	0.955	0.957	0.977	0.986	0.969
	Selección manual de variables		0.944	0.966	0.965	0.989	0.965	0.989	0.958
<i>U. florida</i>	Sin selección de variables	Bio 4, 8, 9, 12, 15, 18, 19	0.976	0.98	0.979	1	0.955	1	0.996
	Selección manual de variables		0.974	0.966	0.966	0.999	0.966	0.991	0.989
<i>U. fulvireagens</i>	Sin selección de variables	Bio 4, 9, 11, 12, 15, 18, 19	0.927	0.941	0.932	0.980	0.956	0.982	0.943
	Selección manual de variables		0.898	0.929	0.906	0.984	0.906	0.971	0.952
<i>U. glabrescens</i>	Sin selección de variables	Bio 2, 10, 11, 15, 18, 19	0.936	0.972	0.945	0.999	0.946	0.975	0.932
	Selección manual de variables		0.94	0.906	0.902	0.954	0.902	0.919	0.903
<i>U. hirta</i>	Sin selección de variables	Bio 1, 2, 4, 11, 15, 18, 19	0.928	0.946	0.944	0.975	0.97	0.968	0.965
	Selección manual de variables		0.926	0.926	0.925	0.961	0.925	0.958	0.943
<i>U. intermedia</i>	Sin selección de variables	Bio 2, 8, 9, 11, 15, 18	0.94	0.794	0.995	1	0.968	1	0.991
	Selección manual de variables		0.949	0.99	0.957	1	0.957	1	0.992
<i>U. lapponica</i>	Sin selección de variables	Bio 1, 2, 4, 8, 11, 18, 19	0.945	0.951	0.948	0.988	0.968	0.972	0.963
	Selección manual de variables		0.923	0.917	0.915	0.958	0.915	0.944	0.941
<i>U. rubicunda</i>	Sin selección de variables	Bio 2, 4, 8, 10, 11, 12, 15, 19	0.951	0.935	0.924	0.99	0.973	0.99	0.962
	Selección manual de variables		0.953	0.41	0.939	0.986	0.939	0.971	0.964
<i>U. subfloridana</i>	Sin selección de variables	Bio 1, 4, 8, 11, 12, 18, 19	0.943	0.921	0.916	0.96	0.944	0.956	0.934
	Selección manual de variables		0.916	0.911	0.909	0.931	0.909	0.931	0.916
<i>U. subscabrosa</i>	Sin selección de variables	Bio 2, 4, 9, 10, 11, 12, 15, 19	0.96	0.93	0.908	0.967	0.979	1	0.978
	Selección manual de variables		0.95	0.929	0.926	0.996	0.926	0.986	0.981
<i>U. substerilis</i>	Sin selección de variables	Bio 1, 4, 8, 11, 18, 19	0.937	0.908	0.895	0.916	0.93	0.942	0.913
	Selección manual de variables		0.915	0.91	0.93	0.956	0.9	0.95	0.901
<i>U. wasmuthii</i>	Sin selección de variables	Bio 1, 4, 8, 9, 11, 12, 15, 18, 19	0.915	0.882	0.865	0.963	0.954	0.954	0.93
	Selección manual de variables		0.887	0.867	0.861	0.93	0.861	0.923	0.913

Influencia de las variables climáticas en la distribución de las especies

De acuerdo con los resultados obtenidos en MAXENT, las variables seleccionadas fueron: temperatura media anual (bio1), media del rango diurno de temperatura (bio2), estacionalidad de la temperatura (bio4), temperatura media del cuartil más húmedo (bio8), temperatura media del cuartil más seco (bio9), temperatura media del cuartil más cálido (bio10), temperatura media del cuartil más frío (bio11), precipitación anual (bio12), estacionalidad de las precipitaciones (bio15), precipitación del cuartil más cálido (bio18), precipitación del cuartil más frío (bio19) (TABLA 1).

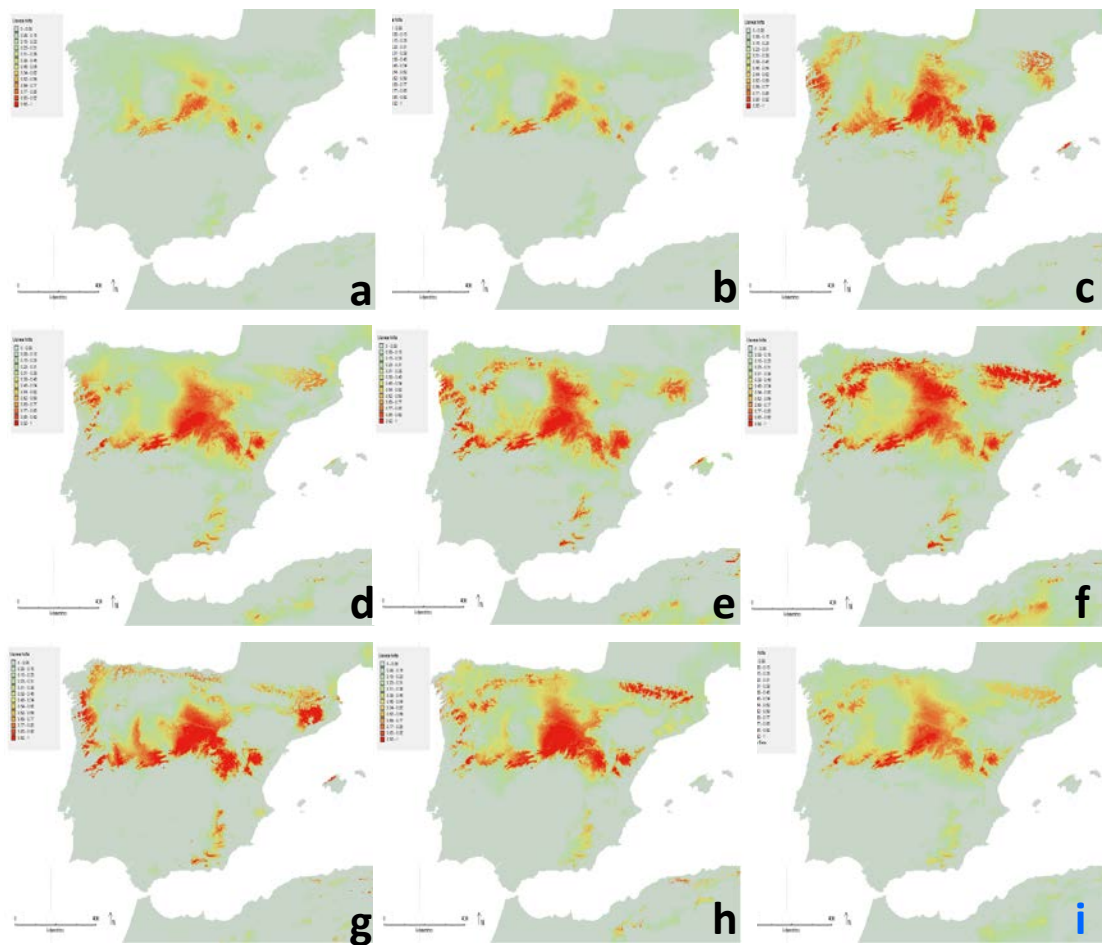


FIG. 2. Patrones de distribución de *Usnea hirta* generados mediante distintos métodos de modelado ecológico. **a:** Maxent sin selección de variables; **b:** Maxent con selección manual de variables; **c:** GAM con selección automática de variables; **d:** GAM con selección manual de variables; **e:** GLM con selección automática de variables; **f:** GLM con selección manual de variables; **g:** MARS con selección automática de variables; **h:** MARS con selección manual de variables; **i:** modelo consenso mediante ensamblado continuo (Grupo-2).

Las contribuciones de las variables a los distintos modelos dependen de los patrones de distribución. Para las especies del Grupo-1, las contribuciones de bio2, bio4, bio12 y bio19 fueron las más significativas; bio9 también contribuyó en algunos modelos, especialmente en el de *Usnea cornuta*. Para las especies del Grupo-2 las variables bio1, bio8 y bio18 fueron las más significativas. Las variables bio11 y bio15 contribuyeron en la construcción de prácticamente todos los modelos. Por último, la contribución de la variable bio10 fue

significativa únicamente en los modelos de *Usnea barbata*, *U. intermedia*, *U. rubicunda* y *U. subscabrosa*.

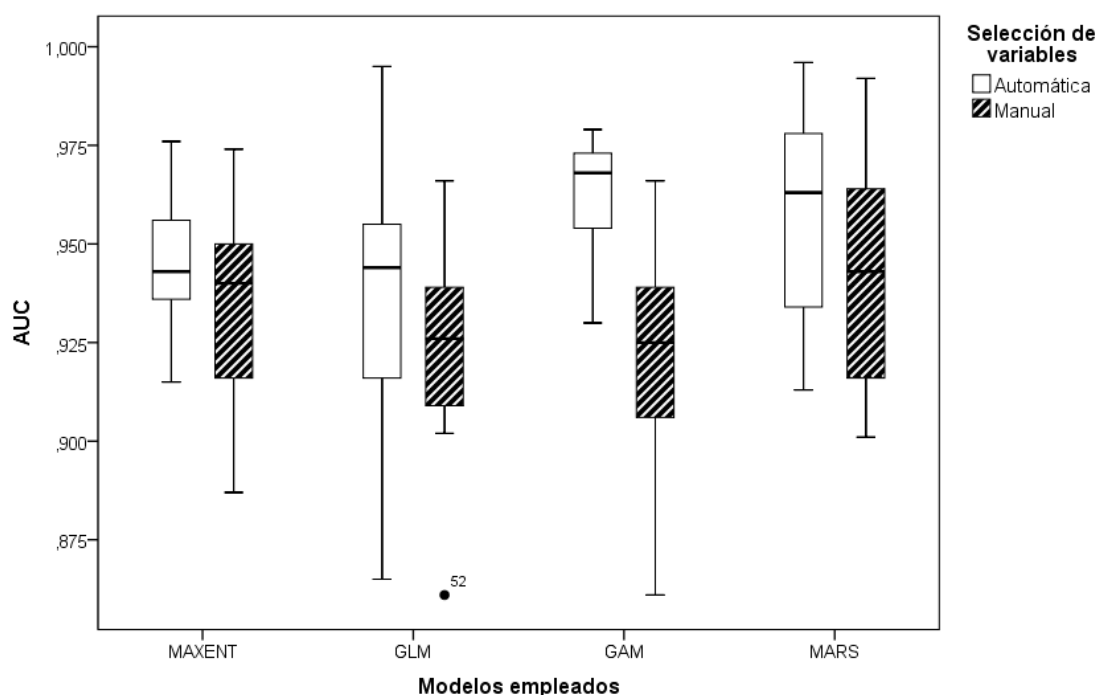


Fig. 3. Valores medios de AUC obtenidos para cada uno de los métodos de modelado ecológico.

TABLA 3. Contribución relativa de cada variable ambiental en los modelos generados, según la estimación proporcionada por Maxent mediante el test de jackknife, con las ganancias de prueba.

Especie	bio1	bio2	bio4	bio8	bio9	bio10	bio11	bio12	bio15	bio18	bio19
<i>Usnea barbata</i>	0	0.4073	0	1.1733	0	1.9033	1.4753	0	1.1839	1.2109	0
<i>U. cornuta</i>	0	0.7344	1.3309	0	0.8308	0	0.1873	1.5844	0.0914	0	1.4124
<i>U. florida</i>	0	0	0.5722	1.5856	1.2545	0	0	1.4852	0.5601	0.5814	1.4307
<i>U. fulvoreagens</i>	0	0	0.1227	0	0.3305	0	0.0891	0.4998	0.212	0.1651	0.362
<i>U. glabrescens</i>	0	0.2851	0	0	0	0.655	0.844	0	0.257	0.4852	0.1215
<i>U. hirta</i>	0.8998	0.2955	0.4966	0	0	0	0.8693	0	0.4419	0.6425	0.5194
<i>U. intermedia</i>	0	0.319	0	0.5122	0.7443	0	1.1938	0	0.717	0.6474	0
<i>U. lapponica</i>	0.7718	0.1389	0.2049	0.3562	0	0	0.7283	0	0	0.4192	0.1297
<i>U. rubicunda</i>	0	1.024	0.7382	0.1201	0	0.374	0.3924	0.6421	0.302	0	0.6514
<i>U. subfloridana</i>	0.5869	0	0.1223	0.6688	0	0	0.4742	0.2494	0	0.2555	0.164
<i>U. subscabrosa</i>	0	0.417	1.0443	0	0.3852	0.3587	0.9417	0.3536	1.2212	0	0.5752
<i>U. substerilis</i>	0.7848	0	0.2046	0.7209	0	0	0.6609	0	0	0.4469	0.1245
<i>U. wasmuthii</i>	0.2961	0	0.0428	0.4402	0.2543	0	0.2559	0.2409	0.1804	0.1872	0.1898

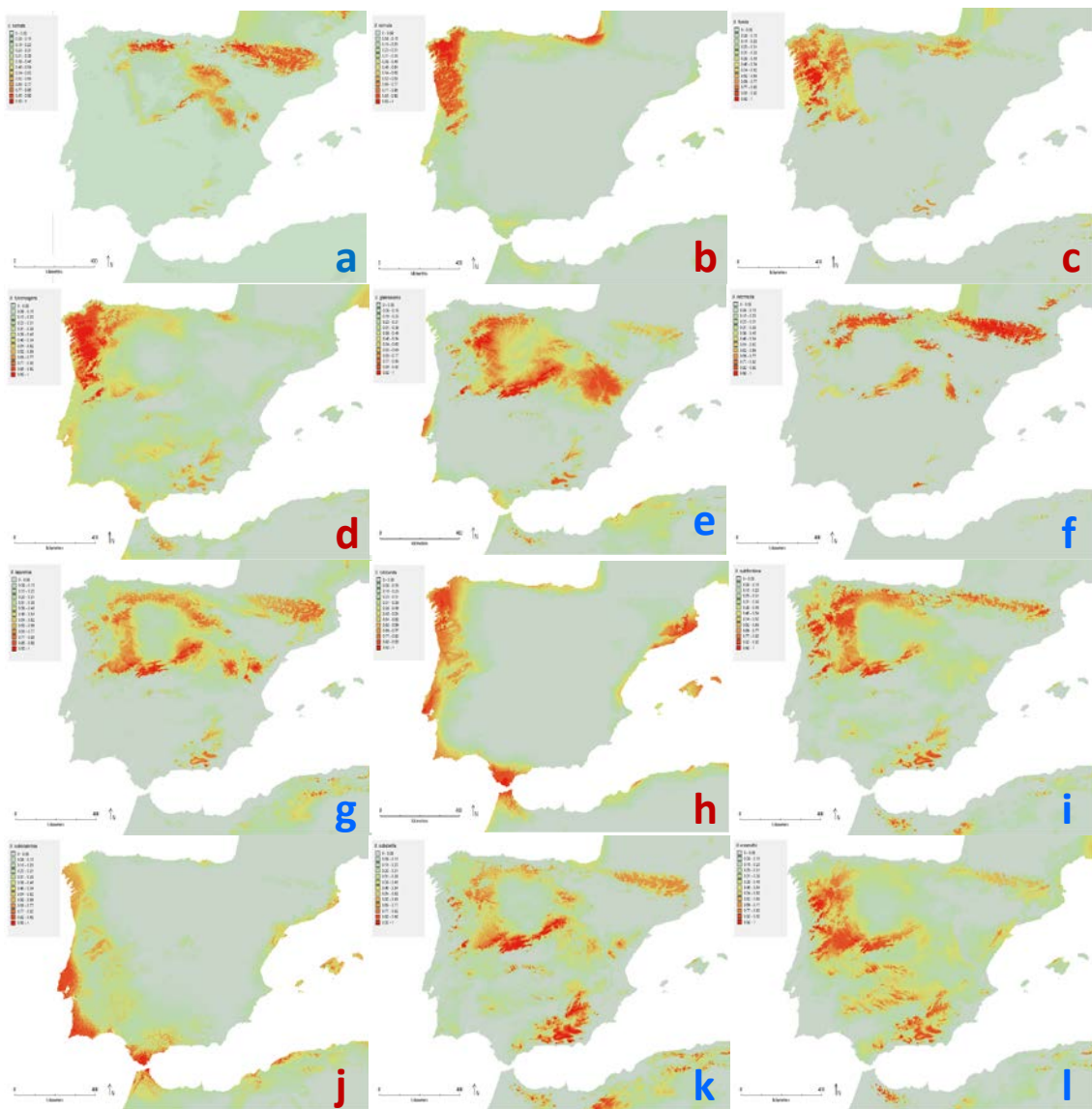


FIG. 4. Mapas consenso obtenidos. **a.** *Usnea barbata*; **b.** *U. cornuta*; **c.** *U. florida*; **d.** *U. fulvorenana*; **e.** *U. glabrescens*; **f.** *U. intermedia*; **g.** *U. lapponica*; **h.** *U. rubicunda*; **i.** *U. subfloridana*; **j.** *U. subscabrosa*; **k.** *U. substerilis*; **l.** *U. wasmuthii*. Las letras en rojo indican una especie del Grupo-1, en azul del Grupo-2. El mapa consenso de *Usnea hirta* se muestra en la Fig. 3.

Mapas de riqueza específica (diversidad alfa) potencial y distribución de las especies en una zona de ecotono

Las zonas con mayor diversidad alfa del género *Usnea* en la Península Ibérica se localizan en el cuadrante noroccidental (FIG. 5). Esta zona constituye el ecotono entre la Región Mediterránea y la Región Eurosiberiana y en ella encontramos taxones pertenecientes a los dos grupos definidos anteriormente.

En la Reserva de la Biosfera Transfronteriza de Gerês–Xurés hemos recolectado un total de 18 taxones diferentes. Estos taxones pueden agruparse según sus patrones de distribución.

Dentro del Grupo–1 se encuentran *Usnea ceratina*, *U. cornuta*, *U. esperantiana*, *U. flammea*, *U. flavocardia*, *Usnea florida*, *U. fulvoreagens*, *U. rubicunda*, *U. silesiaca*, *U. subgracilis* y *Usnea* sp1. En el Grupo–2 incluimos *Usnea dasopoga*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii*. Los taxones más frecuentemente recolectados son *Usnea cornuta* (102 ejemplares) y *U. subfloridana* (53 ejemplares). Los taxones más raros son *Usnea glabrescens* (2 ejemplares), *U. lapponica* (1 ejemplar), *U. subgracilis* (1 ejemplar) y *U. substerilis* (1 ejemplar).

Las gráficas de la FIG. 6 representan la abundancia de los distintos taxones recolectados según la localidad. Las localidades que presentan un mayor número de especies distintas son la localidad 11 (11 taxones distintos), la 6 y la 3 (ambas con 9 especies) y la 2, la 4 y la 5 (todas con 8 especies). Las especies que aparecen en un mayor número de localidades distintas son: *Usnea florida* (localidades 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 y 11); *U. wasmuthii* (localidades 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9 y 11), *U. cornuta* (localidades 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10 y 11) y *U. flavocardia* (localidades 1, 2, 3, 4, 5, 7, y 11). Las especies que aparecen en localidades únicas son *Usnea ceratina* y *U. subgracilis* (localidad 5), *U. substerilis* (localidad 6) y *U. lapponica* (localidad 11).

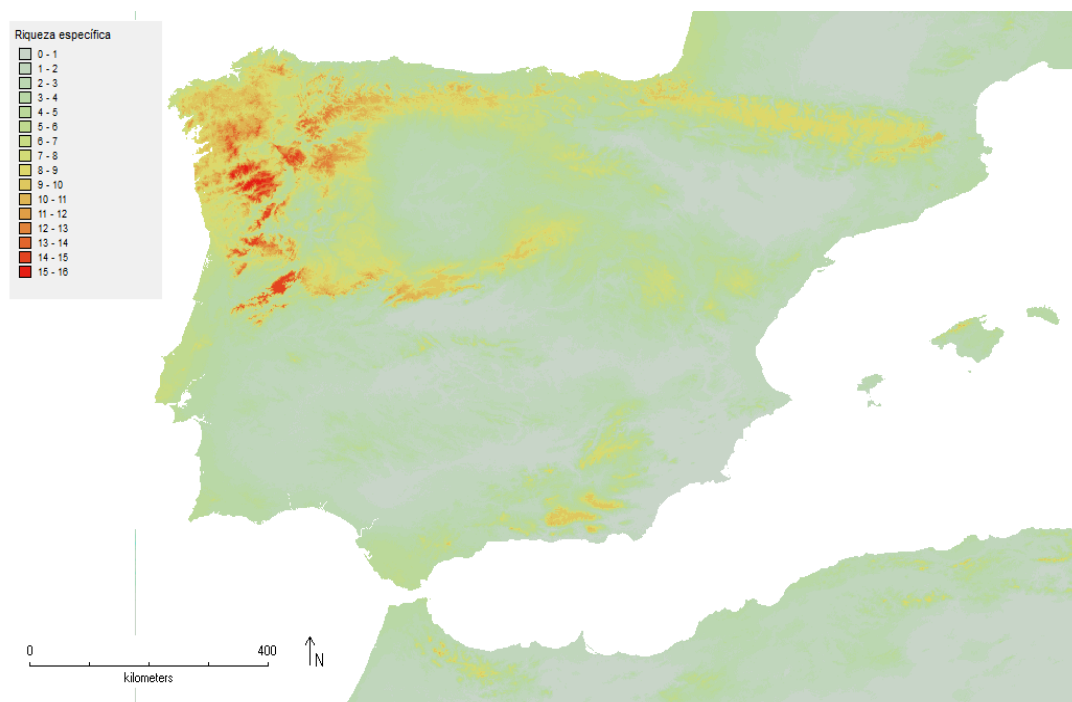


FIG. 5. Mapa de riqueza específica potencial (diversidad alfa), del género *Usnea* en la Península Ibérica.

La distribución de los distintos taxones en la Reserva sigue un patrón altitudinal, en el que las especies del Grupo–1 se sitúan preferentemente en las zonas más bajas (localidades 2, 3, 4 y 10), y van siendo gradualmente reemplazadas por especies incluidas en el Grupo–2 según se incrementa la altitud, hasta llegar a las zonas más elevadas (localidades 6, 8 y 9). Esto se observa claramente en el transecto que constituyen las localidades 2–11–9.

Discusión

Evaluación de los distintos MDE a nivel de especie

Los resultados obtenidos muestran que los mejores modelos para trabajar son Maxent y MARS. Maxent es especialmente útil cuando se trabaja con un reducido número de registros de presencia, como ya demostraron Hernández *et al.* (2006). MARS es el método más eficaz a la hora de elaborar predicciones en especies con un amplio rango de distribución, como en el caso de *Usnea wasmuthii* y *U. subfloridana*.

El tamaño de muestra es uno de los elementos que puede afectar de una forma más drástica al resultado de cualquier trabajo de modelado ecológico, como ya se ha puesto de manifiesto para otros métodos de modelado ecológico (Wisz *et al.* 2008). El número mínimo de presencias necesario para realizar un modelo puede variar en función de múltiples factores, como por ejemplo la calidad de los datos originales, el método de modelado ecológico, las variables independientes, el tamaño de celda, el área de estudio, la ecología de la especie, etc. De acuerdo con los resultados obtenidos, en las situaciones en las que una especie está íntimamente asociada con un hábitat particular o un espacio geográfico, los MDE pueden ser muy precisos incluso con un número muy bajo de presencias, ya que estas pocas presencias representan de forma fiable la variabilidad ecológica en la que se desarrolla la especie, y generan por tanto MDE fiables (Hernández *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2006). Es el caso de *Usnea intermedia*, que con tan sólo 9 registros de presencia generó mapas muy fiables. Por el contrario, especies que presentaban un mayor número de registros de presencia pero con distribución mucho más amplia. Este es el caso de *Usnea wasmuthii* y *U. subfloridana* que, pese a contar con el mayor número de registros de presencia (94 y 108 respectivamente) son, sin embargo, aquellas para las que se obtienen los peores resultados de AUC.

Según los modelos de consenso obtenidos, podemos agrupar a las especies estudiadas según dos patrones de distribución distintos. El Grupo-1 incluye a *Usnea cornuta*, *U. florida*, *U. fulvorenans*, *U. rubicunda* y *U. subscabrosa*. El Grupo-2 incluye a: *Usnea barbata*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii*. Los taxones pertenecientes al Grupo-1 tradicionalmente se ha considerado que tienen un patrón de distribución hipermarítimo o marítimo, mientras que los taxones del Grupo-2 tienen patrones de distribución boreal en montañas del interior continental (Halonen *et al.* 1998).

En este estudio se han incluido dos casos de “pares de especies”: *Usnea florida* – *U. subfloridana* y el grupo formado por *Usnea barbata*, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis*, en el que *Usnea intermedia* representaría el par fértil. En ambos casos, el componente fértil del par mostró una distribución mucho más restringida, coincidiendo con las zonas óptimas de distribución de los taxones estériles. Los taxones con reproducción asexual vegetativos parecen tener una mayor capacidad para colonizar y establecerse en hábitats marginales, ya que la reproducción vegetativa en líquenes permite la dispersión conjunta del hongo y el alga, lo que asegura la propagación de la simbiosis, mientras que los nuevos individuos generados por reproducción sexual necesitan adquirir los fotobiontes adecuados para poder sobrevivir (Bushbom & Mueller 2005).

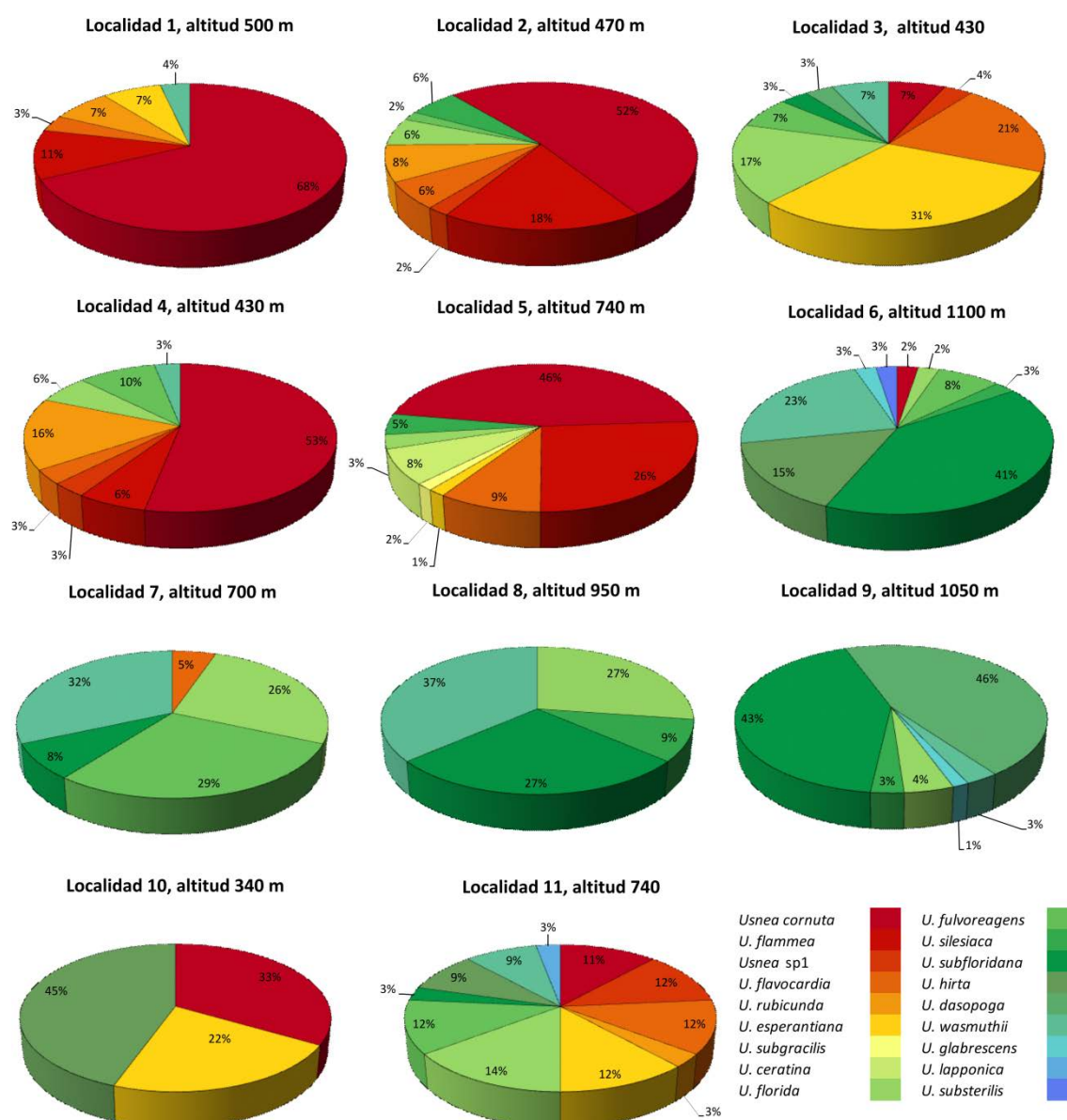


FIG. 6. Gráficas de porcentajes de presencia de las distintas especies en cada una de las localidades. Los colores fríos indican especies pertenecientes al Grupo-1, mientras que los colores cálidos indican especies pertenecientes al Grupo-2.

Influencia de las variables ambientales en la distribución de las especies

Las contribuciones de las variables a los modelos dependen de los patrones de distribución. Para las especies del Grupo-1, las contribuciones de bio2, bio4, bio9, bio12 y bio19 fueron especialmente significativas. Las dos primeras variables hacen referencia a la diferencia de temperaturas, tanto diaria como anual. Esta variación en las temperaturas está muy suavizada en las zonas con influencia costera, por lo que estos taxones seleccionarán preferentemente estas áreas con influencia marítima. Las variables bio12 y bio19 hacen referencia a las

precipitaciones, más abundantes en la costa atlántica, en las que la circulación zonal hace que esta sea la zona más lluviosa de la Península Ibérica (Sánchez 1989).

Los patrones de distribución de las especies del Grupo-2 están más influidos por las variables ambientales bio1, bio8 y bio18. Las dos primeras variables hacen referencia a las temperaturas. Además la variable bio18 fue especialmente significativa. Esta variable hace referencia a las precipitaciones del cuartil más cálido. En el interior de la Península, el aislamiento respecto a las influencias marítimas configura un clima continental, caracterizado por grandes contrastes térmicos y una mayor escasez de precipitaciones. Por todo ello, se deduce que las especies pertenecientes a este grupo son las menos termófilas y las que toleran una mayor escasez hídrica de entre los taxones estudiados. En el caso de *Usnea barbata* y *U. intermedia*, la contribución de la variable bio10 indica que son los taxones menos termófilos de este grupo.

Los patrones de distribución de las especies del Grupo-1 pertenecen al dominio oceánico (Fig. 7) y están definidos por temperaturas estables debidas a la influencia marítima y con una gran abundancia de precipitaciones. Dentro de este grupo encontramos un caso particular de especies como *Usnea subscabrosa*, en las que bio10 tiene importancia en la construcción de los modelos. Esta variable representa la temperatura media del cuartil más cálido, lo que indica que se trata de taxones más termófilos y que se distribuyen preferentemente por zonas oceánicas con influencia subtropical o zonas de clima mediterráneo suavizado.

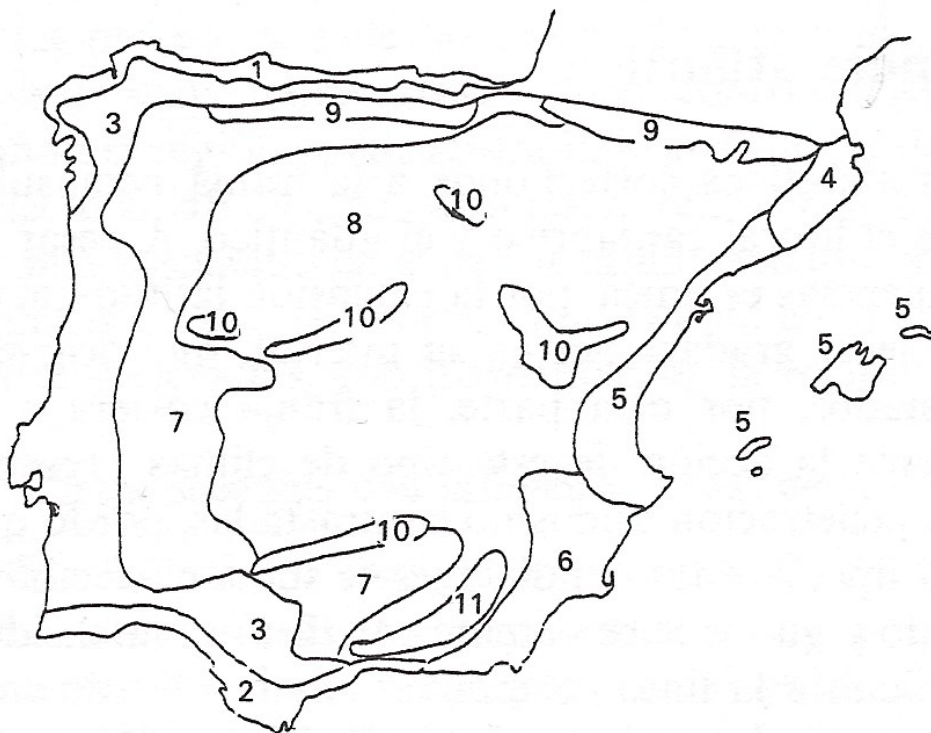


FIG. 7. Dominios climáticos de la Península Ibérica. 1. Oceánico; 2. Oceánico con influencia subtropical. 3. Oceánico de transición. 4. Mediterráneo suavizado. 5. Mediterráneo seco. 6. Mediterráneo árido. 7. Interior de matiz continental suavizado. 8. Interior de matiz continental acusado. 9. Montaña de influencia marítima. 10. Montaña de influencia interior. 11. Montaña de influencia subtropical. Extraído de Sánchez (1989).

Los patrones de distribución de las especies del Grupo–2 pertenecen al dominio interior, con matiz continental (Fig. 7), y están definidos por un gran contraste térmico, escasez de precipitaciones en verano y temperaturas más bajas. Estas condiciones se encuentran fundamentalmente en los sistemas montañosos. Estos taxones aparecen en zonas más bajas en el resto de Europa (Clerc 2011b), y parece que disminuir la latitud aumentan en altitud, por lo que en la Península Ibérica los encontramos fundamentalmente vinculados a los sistemas montañosos del interior.

Usnea fulvoreagens y *U. glabrescens* son dos taxones muy relacionados, cuya separación por medio de caracteres morfológicos resulta muy complicada. Sin embargo, ambos taxones muestran patrones de distribución muy diferentes, *Usnea fulvoreagens* pertenece al Grupo–1, mientras que *U. glabrescens* pertenece al Grupo–2. Según los resultados obtenidos, los patrones de distribución pueden ser una herramienta útil en la delimitación de especies.

Zonas de mayor diversidad alfa en la Península Ibérica y distribución de las especies en una zona de ecotono

Las zonas con mayor diversidad alfa del género *Usnea* en la Península Ibérica se localizan en el cuadrante noroccidental (Fig. 5). Esta zona constituye el ecotono entre la región mediterránea y la región eurosiberiana. Además, su proximidad a la costa hace que estas zonas tengan algo de influencia marítima y continental. Por ello podemos encontrarnos taxones de los dos grupos que hemos definido anteriormente.

Las distintas localidades estudiadas presentaban una composición florística distinta, tanto cuantitativa como cualitativamente. La distribución de los distintos taxones en el parque sigue un patrón altitudinal, en el que las especies del Grupo–1 se sitúan preferentemente en las zonas más bajas (localidades 1, 2, 3, 4 y 10), y van siendo gradualmente reemplazadas por especies pertenecientes al Grupo–2 según se aumenta en altitud, hasta llegar a las zonas más elevadas (localidades 6, 8 y 9). La localidad 5 es la más atípica, con mayor número de especies pertenecientes al Grupo–1 que otras localidades situadas a una altitud similar. Esto puede deberse a que esta localidad se sitúa en la vertiente sur de la cordillera. Su posición hace que reciba más frecuentemente la influencia de las borrascas atlánticas, la cual es menor en el resto de localidades, ya que la cordillera actúa como pantalla en la descarga de las precipitaciones.

Podemos concluir que, en general, los patrones de distribución a gran escala también se cumplen en regiones más reducidas, en las que los diferentes taxones seleccionan los hábitats que mejor cumplan los requisitos ambientales.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO:

El género *Usnea* en la Península Ibérica, clave, descripción de las especies ibéricas y su distribución

El género *Usnea*

Usnea Adans., Fam. Pl. 2: 7 (1763)

≡ *Usneomyces* E.A. Thomas ex Cif. & Tomas., Atti Ist. Bot. Lab. Crittog. Univ. Pavia, Ser. 5, 10(1): 45, 71. 1953

TIPO: *Lichen floridus* L. ≡ *Usnea florida* (L.) F.H. Wigg. [Sobre el ejemplar tipo, ver esta especie]

= *Dolichousnea* (Y. Ohmura) Articus, Taxon 53(4): 932 (2004)

BIBLIOGRAFÍA BÁSICA: Halonen *et al.* (1999); Clerc (2007: 302–335); Törra & Randlane (2007); James *et al.* (2009: 918–929); Randlane *et al.* (2009); Clerc (2011b: 107–127, 141, 167–171); Ohmura (2012).

Talo epifítico o secundariamente lignícola o saxícola, fruticuloso, erecto, subpéndulo o péndulo, cuando jóvenes suelen tener todos un hábito compacto y erecto, de superficie amarillo pálida, amarillo verdosa, verde, verde grisácea o glauca, a veces con una pigmento rojo, rojizo o anaranjado, continuo o discontinuo (formado parches), de longitud variable cuando maduro, de 3 cm a varios decímetros o incluso de más de 2 m de longitud, provisto siempre de un eje central sólido o rara vez fistuloso. **Base** habitualmente con un disco de fijación que lo sujeta al substrato, que es desde donde comienza a crecer el talo, corta (< 3 mm de longitud) o larga (> 3 mm de longitud), concolora con las ramas, clara, rojiza o negra, en ocasiones con fisuras anulares. **Ramificación** dicótoma, anisotómica o isotómica, divergente o paralela, en general abundante. **Ramas principales** cilíndricas, fusiformes, moniliformes o irregulares, en general con fisuras anulares que delimitan los artejos (segmentos o artículos) y que pueden dejar ver la médula, artejos longitudinalmente cilíndricos, irregulares o hinchados. **Ramas secundarias y laterales** constreñidas o no en el punto de inserción. **Fibrillas, fibérculos, tubérculos, papilas, pseudocifelas, máculas, depresiones y fovéolas** presentes o ausentes, en número, forma y disposición variables. **Pseudocifelas** presentes o ausentes. **Soralios** presentes o ausentes, cuando presentes planos, tuberculados o excavados, punctiformes, elípticos, circulares o de contorno irregular, se pueden originar a partir del córtex, de las pseudocifelas, de los ápices de las papilas o los tubérculos, de fisuras o de las cicatrices que dejan las fibrillas desprendidas, de tamaño variable, pueden ser superiores o inferiores a la mitad del diámetro de la rama, pueden llevar o no **isidiomorfos** e **isidiofibrillas** asociadas sobre ellos.

Apotecios raros en la mayoría de las especies, lecanorinos, terminales, subterminales o laterales, sésiles o peltados. **Margen** destacado (talino), persistente, **fibrillas** raras o numerosas y en disposición radial. **Disco** pruinoso o no, blanco, amarillo o pardo, plano o cóncavo. **Ascos** claviformes, octosporados, del tipo-*Lecanora*. **Ascósporas** simples, hialinas, elipsoidales o anchamente elipsoidales. **Picnidios** ausentes o rara vez presentes, inmersos,

terminales o subapicales. **Picnidiosporas** simples, hialinas, rectas o curvadas, bacilares o bifusiformes.

QUÍMICA.— El ácido úsnico siempre aparece en el córtex, de manera constante en todas las especies. La médula acumula diferentes dépsidos, depsidonas, ácidos grasos y/o triterpenos.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, brillante o mate, amarillo, verdoso, verde grisáceo o glauco, en ocasiones pigmentado de rojo, de hifas leptodermas o paquidermas, firme o laxamente aglutinadas, fino (< 6%) a grueso (> 10%). **Médula** homogénea o heterogénea, es decir con uno o varios estratos, laxa, densa o compacta, pigmentada o no, provista de una fina capa próxima al córtex (capa algal), donde están las algas *Trebouxia*, fina (< 18%) a gruesa (> 28%). **Eje central** constituido por un paquete de hifas cartilaginosas, dispuestas longitudinalmente, en prosoplecténquima a lo largo del talo, sólido o fistuloso, resistente y elástico, especialmente cuando está hidratado, blanco, raramente rosado, anaranjado o amarillento, I+ azul o I–, fino (< 30%) a grueso (> 50%). **Relación A/M** = en general, entre 0.3–9(–15).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Cosmopolita. Corticícola, secundariamente lignícola o saxícola, viven en situaciones con cierta humedad atmosférica y bien iluminadas. Son especies, en general, con un marcado carácter de indicadores de la calidad del aire y del ambiente, por lo que suelen estar ausentes de zonas con influencia humana.

OBSERVACIONES.— En el material ibérico estudiado, el eje central es siempre sólido, nunca fistuloso.

Hasta el momento seguimos a Clerc (1998) en sus criterios de selección de caracteres específicos en *Usnea*. No obstante, y a la vista de nuestros resultados filogenéticos, y de modelado ecológico (Ver capítulos sobre filogenia y distribución), queremos hacer algunas consideraciones al respecto de los denominados “pares” de especies (cf. Clerc 1998; Poelt 1970, 1972). Clerc (1998) considera a los “pares” de especies, primarias y secundarias (cf. Poelt 1970, 1972) o, más concretamente, a los conjuntos de poblaciones con reproducción sexual (fértils, apotecios) frente a otros con reproducción exclusivamente asexual (solo sororios y/o isidiomorfos), como especies distintas. El argumento a favor de esta separación es que las únicas diferencias entre estos “pares”, son las relativas a la distribución y/o ecología entre las poblaciones fértiles y estériles, que son caracteres importantes y a tener en cuenta. Se ha demostrado que la importancia evolutiva de las estrategias reproductivas (e. g.: fértiles y asexuales) de los taxones, parece variar entre los distintos linajes de hongos liquenizados. Las poblaciones pueden incluir especímenes estrictamente vegetativos (asexuales), exclusivamente fértiles o presentar transiciones entre ambos métodos de reproducción (Tehler *et al.* 2009; Scherrer *et al.* 2005). Diversos estudios sugieren que los componentes de los “pares” de especies no forman linajes filogenéticos distintos y que los que aparecen dentro del género *Usnea*, incluyendo el caso de *Usnea florida* – *U. subfloridana*, deberían ser considerados conspecíficos (Truong *et al.* 2013b; Wirtz *et al.* 2012; Seymour *et al.* 2007; Articus *et al.* 2002). Sin embargo, en el presente trabajo preferimos mantenerlos como taxones independientes, por la información de carácter ecológico y de patrones de distribución que ello pone de manifiesto, y debido a que es preciso realizar estudios con mayor número de ejemplares procedentes de distintas regiones (estudios colaborativos) y estudios de

poblaciones con metodologías más robustas, antes de realizar cualquier tipo de cambio nomenclatural que diluya esta importante información. Es decir, preferimos mantener aquí un concepto de especie un tanto híbrido (biológico-filogenético) hasta que se consolide el proceso nomenclatural, informativo y experimental, particularmente el filogenético (Mattsson & Lumbsch. 1989). En este sentido y atendiendo a los taxones que reconocemos en la Península Ibérica, lo referido al respecto en la bibliografía y nuestros resultados filogenéticos, los conjuntos de taxones que pueden participar en esta discusión sobre los “pares” de especies, fértiles-asexuales, serían: *Usnea florida* (fértil) – *U. subfloridana* (asexual), *Usnea cristatula* (fértil) – *U. ceratina* (asexual) y *Usnea erinacea* (fértil) – *U. rubicunda* (asexual). A éstos, probablemente habría que añadir a los taxones del grupo de *Usnea barbata* (fértil), *Usnea intermedia* (asexual y su probable par), *U. lapponica* (asexual) y *U. substerilis* (asexual), que forman un complejo grupo aún por discernir (Ver capítulo sobre filogenia).

Clave para las especies de *Usnea* de la Península Ibérica

1. Ramas, especialmente las principales, rápidamente decorticadas, dejando expuesta la médula y el eje central; eje central I+ azul; con los ácidos (ác.) difractáico y evérnico **21. *Usnea longissima***
1. Ramas, especialmente las principales, claramente corticadas; eje central I– **2**
2. Talo rojo, rojizo o anaranjado, más evidente hacia la base **3**
2. Talo amarillento, verde amarillento, verde, grisáceo o glauco **5**
3. Talo sin soralias ni isidiomorfos; apotecios numerosos **10. *U. erinacea***
3. Talo con soralias e isidiomorfos; apotecios ausentes o raros **4**
4. Ramas secundarias no constreñidas en los puntos de inserción **24. *U. rubicunda***
4. Ramas secundarias constreñidas en los puntos de inserción **26. *U. subcornuta***
5. Talo con numerosos apotecios o con primordios de apotecios sobre las ramas terminales; sin soralias ni isidiomorfos **6**
5. Talo sin apotecios, apotecios muy raros o talo con algunos primordios de apotecios en las ramas; normalmente con soralias y/o isidiomorfos **8**
6. Talo erecto o raro subpéndulo; base negra; apotecios de disco Pd+ amarillo y KC+ rojo, con el ác. alectoriálico; médula bien K+ amarillo y Pd+ naranja, con el ác. tamnólico, o bien K– y Pd–, con el ác. escuamático **14. *U. florida***
6. Talo péndulo o subpéndulo; base clara, anaranjada o concolora con las ramas; apotecios de disco Pd– y KC– **7**
7. Talo, en sección, con un difuso pigmento subcortical rosa o crema en el interior de la médula; ramas cilíndricas o ligeramente hinchadas, con fisuras anulares; médula C+ amarillo y KC+ amarillo naranja, con el ác difractáico; especie oceánica, vive por debajo de los 200 m de altitud **6. *U. cristatula***
7. Talo, en sección, sin pigmentos subcorticales; ramas principales hinchadas, con fovéolas y fisuras transversales; especie de zonas montañosas con tendencias continentales, vive por encima de los 1000 m de altitud **19. *U. intermedia***
8. Ramas secundarias constreñidas en los puntos de inserción **9**
8. Ramas secundarias no constreñidas en los puntos de inserción **18**
9. Talo péndulo; ramas, especialmente las más gruesas, muy hinchadas, moniliformes y articuladas, con anchas fisuras anulares que dejan expuesta la médula y que dan lugar a segmentos consecutivos muy conspicuos y característicos, con frecuentes fovéolas, depresiones y perforaciones; médula bien K– o K+ parduzco y Pd+ rojo anaranjado, con los ác. protocetrárico y fumarprotocetrárico, o bien K+ amarillo o naranja y Pd+ amarillo o

- naranja, con ác. del complejo del estíctico **1. *U. articulata***
9. Talo erecto o subpéndulo; ramas, especialmente las principales, ni moniliformes ni articuladas **10**
10. Talo, en sección, con un pigmento subcortical rojo, rosa o anaranjado .. **26. *U. subcornuta***
10. Talo, en sección, sin pigmentos subcorticales **11**
11. Eje central amarillo brillante o amarillo anaranjado; isidiomorfos ausentes o raros y entonces en los soraliros más jóvenes; médula K+ amarillo y Pd+ amarillo, con los ác. psorómico y consporómico y un ác. graso sin identificar **13. *U. flavocardia***
11. Eje central blanco, rosa o anaranjado **12**
12. Base parda o negra, especialmente junto al disco de fijación; médula bien K+ amarillo o amarillo a rojo y Pd- o Pd + naranja, con los ác. lobárico y \pm norestíctico, o bien K- y Pd-, con un ác. graso sin identificar **32. *Usnea* sp.1**
12. Base clara, pardo clara, ocre o concolora con las ramas, excepcionalmente oscura hacia el disco de fijación **13**
13. Isidiomorfos ausentes; soraliros anchos, superiores a la mitad del diámetro de la rama **14**
13. Isidiomorfos frecuentes, al menos en los soraliros jóvenes; soraliros pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama **15**
14. Eje central rosa o naranja; médula K+ amarillo a rojo y Pd + amarillo anaranjado, con los ác. salacínico, bourgeánico y sustancias accesorias del complejo del ácido estíctico; especie oceánica **11. *U. esperantiana***
14. Eje central blanco; médula bien K- o K+ parduzco y Pd+ rojo anaranjado, con los ác. protocetrárico y fumarprotocetrárico, o bien K+ amarillo a rojo con cristales y Pd+ amarillo, con los ác. salacínico y norestíctico como sustancias mayoritarias; especie continental **16. *U. glabrata***
15. Talo con abundantes fibrillas, formando densos grupos y ocasionando un aspecto espinuloso; médula K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado, con los ác. galbínico, norestíctico y salacínico **7. *U. dasaea***
15. Talo con fibrillas irregularmente repartidas, raras o ausentes, cuando presentes nunca producen un aspecto espinuloso a las ramas, ác. galbínico ausente **16**
16. Ramas secundarias no constreñidas en los puntos de inserción; base con numerosas fisuras anulares con tejidos medulares evertidos; talo, en sección, con eje central moderadamente grueso, médula \pm laxa o densa y moderadamente delgada; generalmente con el \pm ác. lobárico **12. *U. flammea***
16. Ramas secundarias constreñidas en los puntos de inserción; base sin fisuras anulares con tejidos anulares evertidos; médula, en sección, laxa o densa y moderadamente gruesa o

- gruesa, eje central fino o moderadamente grueso 17
17. Base pardo clara o negra, al menos cerca del disco de fijación; eje central, en sección, blanco; médula bien K+ amarillo o rojo y Pd+ naranja, con los ác. lobárico y \pm norestíctico, o bien K- y Pd-, con un ác. graso sin identificar 32. *Usnea* sp. 1
17. Base pálida, pardo clara, ocre o concolora con las ramas; eje central, en sección, blanco, naranja o rosa; médula bien K+ y Pd+ amarillo, naranja o rojo, con los ác. estíctico o salacínico, acompañados de sustancias del complejo del ác. estíctico, o bien K- y Pd-, sin sustancias líquénicas 5. *U. cornuta*
18. Talo, en sección, con pigmentos medulares rojos, rosas o crema 19
18. Talo, en sección, sin pigmentos medulares, médula generalmente blanca 20
19. Talo péndulo o cortamente erecto; soraliolos estipitados, surgen de los ápices de las papilas y tubérculos; médula con un pigmento rosa, amarillo o crema muy variable; médula C+ amarillo y KC+ amarillo anaranjado, con el ác. difractáico 4. *U. ceratina*
19. Talo erecto o subpéndulo; soraliolos planos, los que surgen del córtex, o raramente estipitados, los que surgen de las fibrillas; fibrillas abundantes que dan al talo un aspecto espinuloso; médula, en sección, rosa o roja; médula K- o K+ amarillo a rojo y Pd- o Pd+ naranja, con ácidos grasos del complejo del murólico y \pm ác. norestíctico 22. *U. mutabilis*
20. Talo con numerosos isidiomorfos 21
20. Talo sin isidiomorfos o estos raros 28
21. Ramas con fovéolas y/o fisuras transversales; talo con ramificación fundamentalmente dicótoma y anisotómica 22
21. Ramas sin fovéolas ni fisuras transversales; talo con ramificación fundamentalmente dicótoma, isotómica o anisotómica 26
22. Talo erecto o raro subpéndulo 23
22. Talo péndulo o subpéndulo 24
23. Base negra, clara o concolora con las ramas; médula bien K+ amarillo o rojo y Pd+ amarillo o naranja, con el ác. salacínico y \pm atranorina, bien K+ amarillo y Pd+ amarillo, con los ác. psorómico y \pm consporómico, o bien K- y Pd-, sin sustancias medulares; vive preferentemente sobre caducifolios 9. *U. diplotypus*
23. Base clara o concolora con las ramas; médula bien K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo, con sustancias del complejo del ác. murólico y \pm ácido norestíctico, o bien, rara vez, K- y Pd-, sin sustancias líquénicas; especie continental, vive especialmente sobre forófitos de cortezas ácidas, en particular sobre *Pinus* 18. *U. hirta*
24. Talo, en sección, de córtex duro y vítreo y moderadamente grueso (8–11%), médula rosa o crema, raro amarillo pálida o blanca, densa o compacta y moderadamente delgada (19–

- 28%); médula C+ amarillo y KC+ amarillo o naranja, con ác. difractáico; especie oceánica, vive por debajo de 800 m de altitud **4. *U. ceratina***
- 24.** Talo, en sección, de córtex mate o algo brillante; médula bien K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado, con el ác. salacínico, bien K+ amarillo y Pd+ amarillo, con el ác. psorómico, o bien K- y Pd-, sin sustancias medulares; especies continentales, viven en zonas montañosas, habitualmente por encima de los 1000 m de altitud **25**
- 25.** Base negra; ramas principales cilíndricas, sin tubérculos, foveolas raras, con fisuras anulares que pueden dejar expuesta la médula; talo, en sección, de córtex mate y moderadamente grueso a grueso (8–13%), médula densa o compacta y moderadamente delgada (17–26%), eje central blanco y grueso (24–45%), relación A/M = 1.3–3 **8. *U. dasopoga***
- 25.** Base de clara, pardo anaranjada, ocre o raro negra; talo con tubérculos frecuentes o raros, de distribución irregular, en ocasiones erosionados en los ápices y confluentes, en conjunto dan a la superficie del talo un aspecto estriado; ramas principales, en sección, irregulares y angulosas, con foveolas y fisuras transversales; talo, en sección, de córtex delgado (6–10%), médula laxa y moderadamente gruesa (21–30%), eje central blanco y moderadamente delgado (26–38%), relación A/M = 1–1.7 **2. *U. barbata***
- 26.** Base clara o concolora con las ramas principales, en ocasiones pardo clara, anaranjada o raro oscura, con fisuras anulares; talo, en sección, de córtex vítreo y muy grueso (11–23%), relación A/M = 3–6; médula K- o K+ parduzco y Pd+ rojo anaranjado, con los ác. protocetráico y fumarprotocetráico; especie oceánica **29. *U. subscabrosa***
- 26.** Base pardo oscura o negra; sin los ác. protocetráico y fumarprotocetráico como sustancias medulares **27**
- 27.** Soraliros sin margen recurvado, planos o ± estipitados, se desarrollan sobre los fibérculos, ocasionalmente confluentes y cubriendo toda la rama; médula K+ amarillo o naranja rojizo, Pd+ amarillo intenso, con los ác. norestíctico y ± sustancias del complejo del ác. estíctico; especie oceánica **23. *U. praetervisa***
- 27.** Soraliros con los márgenes recurvados, ± errumpentes, planos a ligeramente estipitados, con un anillo cortical que los delimita, raro confluentes; médula bien K- y Pd-, o bien K+ amarillo y Pd+ naranja, con los ác. tamnólico y/o escuamático; especie suboceánica **27. *U. subfloridana***
- 28.** Talo péndulo; ramas ± cilíndricas, irregulares o angulosas, no hinchadas; foveolas y pliegues frecuentes; papilas, tubérculos y fibérculos ausentes; fibrillas raras o ausentes; soraliros e isidiomorfos ausentes **3. *U. cavernosa***
- 28.** Talo erecto o subpéndulo, raro péndulo; ramas cilíndricas o irregulares; con papilas, tubérculos y/o fibérculos; con soraliros y/o isidiomorfos **29**
- 29.** Ramas ± hinchadas, cilíndricas, irregulares, con foveolas y fisuras transversales; ramificación, en general, dicótoma y anisotómica **30**

29. Ramas cilíndricas, sin foveolas ni fisuras transversales; ramificación dicótoma, isotómica o anisotómica 32
30. Talo péndulo o subpéndulo, de 20-50 cm de longitud; soracios pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, surgen del ápice de los tubérculos, con isidiomorfos raros o numerosos; talo, en sección, con córtex vítreo y moderadamente grueso (8–11%), médula rosa pálido o crema, raro amarilla o blanca, densa o compacta y moderadamente fina (19–28%), C+ y KC+ amarillo; especie oceánica, vive por debajo de los 800 m de altitud **4. *U. ceratina***
30. Talo erecto o subpéndulo; soracios grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, surgen a partir del córtex; especies continentales, viven habitualmente por encima de los 700 m de altitud 31
31. Soracios profundamente excavados, alcanzan el eje central y desprenden el córtex adyacente, no confluentes, ± dispersos, irregulares, grandes, llegan a cubrir la totalidad de la rama; isidiomorfos ausentes **20. *U. lapponica***
31. Soracios tuberculados o excavados, pero esto último sin llegar a alcanzar nunca el eje central ni desprender el córtex adyacente, ± convexos, ± superficiales, ± confluentes, grandes, llegan a cubrir completamente la rama, soracios granulosos; isidiomorfos raros y solo en los soracios jóvenes **30. *U. substerilis***
32. Base clara, pardo clara o anaranjada, raro oscura 33
32. Base pardo oscura o negra 36
33. Soracios orbiculares, bien delimitados, planos o ligeramente excavados, grandes, de tamaño mayor a la mitad del diámetro de la rama; isidiomorfos ausentes o raros y en los soracios jóvenes; especie continental, vive habitualmente por encima de los 700 m de altitud **17. *U. glabrescens***
33. Soracios punctiformes, en general pequeños, de tamaño menor a la mitad del diámetro de la rama; isidiomorfos en general raros y en los soracios jóvenes; especies oceánicas, viven por debajo de los 800 m de altitud 34
34. Talo péndulo o raro subpéndulo, de 20-50 cm de longitud; soracios estipitados, surgen del ápice de papilas y fibrillas; córtex, en sección, vítreo y moderadamente grueso (8–11%), médula rosa pálido o crema, raro amarillo pálido a blanca, densa o compacta; médula C+ amarillo y KC+ amarillo anaranjado, con el ác. difractáico **4. *U. ceratina***
34. Médula Pd+ naranja y K+ amarillo, con los ác. protocetrárico y/o fumarprotocetrárico, sin ác. difractáico 35
35. Córtex, en sección, mate, laxo y moderadamente grueso (7–12%), médula compacta y muy delgada (19–22%), eje central grueso (37–41%), relación A/M = 1.8–2.5; soracios pequeños, punctiformes, ± tuberculados, a menudo inmaduros y similares a pseudocifelas; isidiomorfos raros, cortos, de 0.1-0.15 mm de longitud **28. *U. subgracilis***

35. Córtex, en sección, duro, vítreo y muy grueso (11–23%), médula compacta y muy delgada (6–16%), eje central grueso (35–50%), relación A/M = 3–6; soralios punctiformes, orbiculares, elípticos o irregulares, pequeños, de tamaño menor que la mitad del diámetro de la rama, \pm confluentes; isidiomorfos variables, agrupados, surgen de los soralios, \pm largos, de 0.1–0.2 mm de longitud **29. *U. subscabrosa***
36. Isidiomorfos ausentes o raros pero solo en los soralios jóvenes; soralios orbiculares o irregulares; base con fisuras anulares rodeadas por gruesos anillos blancos de material medular evertido; médula bien K+ amarillo, naranja o rojo y Pd+ amarillo a naranja, con el ác. norestíctico, o bien K+ y Pd+ amarillo, con el ác. psorómico **37**
36. Isidiomorfos frecuentes en los soralios jóvenes, ausentes en los maduros, soralios \pm elípticos o irregularmente orbiculares, bien delimitados; base con fisuras anulares de médula no evertida; médula bien K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado, con el ác. salacínico, bien K- y Pd-, con el ác. barbático, o bien K+ amarillo y Pd+ naranja, con el ác. tamnólico **38**
37. Soralios profundamente excavados, alcanzan el eje central y facilitan el desprendimiento del córtex adyacente; especie suboceánica **15. *U. fulvoreagens***
37. Soralios orbiculares, planos o ligeramente excavados, pero sin alcanzar el eje central; especie continental **17. *U. glabrescens***
38. Base negra, llegando este color a las ramas más bajas; soralios irregularmente orbiculares o elípticos transversalmente; relación A/M = 4–8; con el ác. salacínico **25. *U. silesiaca***
38. Base pardo oscura o negra, con pequeñas fisuras longitudinales muy características; soralios irregulares o elípticos longitudinalmente; relación A/M = 1.7–5.5; con el ác. salacínico, barbático, tamnólico y/o \pm escumático **31. *U. wasmuthii***

Descripción de las especies ibéricas de *Usnea*

1. *Usnea articulata* (L.) Hoffm., Deutschl. Fl. 2: 133 (1796) [1795]

≡ *Lichen articulatus* L., Sp. Pl. 2: 1156 (1753) [basónimo] ≡ *Usnea barbata* var. *articulata* (L.) Ach., Methodus Sectio Post.: 313 (1803)

TIPO (cf. Jørgensen *et al.* 1994: 372): Dillenius, Hist. Musc., Tab. XI, Fig. 4 (1742) (lectotipo !); England, Burnley, T. Willifeld (OXF-Herb. Sherard—epitipo).

= *Usnea articulata* subsp. *mediterranea* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 121 (1936)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 1; Truong *et al.* (2013a: 517, Figs. 5A-C); Ohmura (2012: 99, Fig. 5); Clerc (2011b: 167, Fig. superior izquierda); Dobson (2011: 448); Randlane *et al.* (2009: 427, Fig. inferior); Törra & Randlane (2007: 420, Fig. 1B); Swinscow & Krog (1988: 327, Fig. 167); Swinscow & Krog (1976: 262-264, Figs. 1-6).

Talo epifítico, fruticuloso, ramificado, péndulo, de 20–40 cm de longitud, cuelga de forma laxa sobre las ramas del forófito, tiende a fragmentarse y desprenderse de su base. **Base**, cuando presente, simple o múltiple (varias bases en un mismo talo), concolora con las ramas o pardo clara, de hasta 4 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, paralela, no divergente. **Ramas principales** muy hinchadas, de 2–3 mm de diámetro, moniliformes y articuladas, con aspecto de collar, formado por una serie de segmentos, artículos o artejos consecutivos, muy conspicuos y característicos, separados por anchas **fisuras anulares**, a modo de constricciones, que dejan expuesto el eje central. **Ramas secundarias y laterales** constreñidas en los puntos de inserción, moniliformes y articuladas. **Ramas jóvenes y terminales** poco hinchadas y segmentadas, a menudo sinuosas. **Fovéolas, depresiones y perforaciones** muy frecuentes en los artejos hinchados. **Papilas** ausentes o poco frecuentes, se desarrollan sobre las ramas principales. **Tubérculos y fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras o ausentes, irregularmente repartidas, cortas, de 3–4 mm de longitud. **Pseudocifelas** frecuentes, blanquecinas, punctiformes, alargadas o ± lineales, planas o ligeramente convexas, en ocasiones pueden dar origen a propágulos similares a soredios. **Soralios** ausentes. **Isidiomorfos** ausentes o frecuentes, aislados, se desarrollan sobre las pseudocifelas o directamente sobre el córtex, muy cortos, de 0.04–0.1 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** muy delgado (2–5%). **Médula** heterogénea, formada por una capa delgada, ± densa y contigua al córtex y, otra, aracnoide, ancha y en contacto con el eje central (34–53%). **Eje central** blanco y delgado (10–20%). **Relación A/M** < 0.5.

QUÍMICA.— Aunque para *Usnea articulata* se han descrito cinco quimiótipos (Swinscow & Krog 1979), en el material ibérico estudiado, reconocemos dos.

- I. Con los ácidos úsnico, fumarprotocetrárico y protocetrárico, ocasionalmente acompañados por los ácidos confumarprotocetrárico, convirénsico, barbático y ± 4-O-demetilbarbático como sustancias accesorias; test químicos: K– o K+ parduzco y Pd+ rojo anaranjado en la médula. El más frecuente (94% de los ejemplares analizados).
- II. Con el ácido úsnico y sustancias del complejo del ácido estíctico; test químicos: K+ amarillo o naranja y Pd+ amarillo o naranja en la médula.

En Europa, hasta el momento, no se había detectado la presencia del ácido barbático como sustancia accesoria. También es una novedad para Europa el quimiótipo II, detectado en un único individuo procedente de Lugo, y que hasta el momento era conocido únicamente de África (Swinscow & Krog 1976).

Otros tres quimiótipes más se han descrito para esta especie en otras regiones del mundo, aunque no detectados en la Península Ibérica. III. Del este de África y Sudamérica (Swinscow & Krog 1976; Truong *et al.* 2013a), con los ácidos úsnico y salacínico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado en la médula. IV. Del este de África (Swinscow & Krog 1976), con los ácidos úsnico y psorómico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ naranja en la médula. V. Del este de África (Swinscow & Krog 1976), Este de Asia (Ohmura 2001) y Australia (Stevens 1999), con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— De distribución muy amplia, ha sido citada para África, Australia, Europa, Nueva Zelanda, India, sureste de Asia (Ohmura 2012; Stevens 1999) y Sudamérica (Truong *et al.* 2013a). En la Península Ibérica se encuentra en áreas de influencia oceánica y altitudes inferiores a los 900 m, en bosques con elevada humedad atmosférica, especialmente de la cornisa cantábrica y costa atlántica. Crece sobre diversas especies de planifolios, particularmente del género *Quercus*. El talo tiende a fragmentarse fácilmente, por lo que es frecuente encontrar ejemplares sobre las ramas o caídos, en el suelo, y que han perdido la base. **Esp.:** C, Ca, Lu, O, S. **Port.:** E.

OBSERVACIONES.— Se reconoce con facilidad por sus largos talos y sus ramas principales moniliformes y articuladas, provistas de artejos hinchados, separados entre sí por grandes y conspicuas fisuras anulares, lo que nos hace recordar a algo parecido a un collar de cuentas. El grado de hinchamiento de las ramas puede variar y en ocasiones no es tan apreciable, especialmente en ejemplares jóvenes que pueden carecer de las conspicuas articulaciones. En estos casos se puede confundir con *Usnea cornuta*, de la cual se diferencia fácilmente por carecer de soralias y papilas y por los diferentes metabolitos secundarios que acumula.

Hemos tenido la oportunidad de estudiar el material tipo de *Usnea vesiculata* Motyka, *Usnea* Pars Systematica 1: 114 (1936) [Tipo: Africa orientalis, R. Uusoro, in paludosis, alt. 2600–3000 m, *Stuhlmann* (BM–holotipo !)]. Se trata de un sinónimo no ibérico de *Usnea articulata*.

2. *Usnea barbata* (L.) F.H. Wigg., Prim. Fl. Holsat.: 91 (1780)

≡ *Lichen barbatus* L., Sp. Pl. 2: 1155 (1753) [basónimo] ≡ *Usnea barbata* var. *barbata* [autónimo]

TIPO (cf. Jørgensen *et al.* 1994: 278, 372): Dillenius, Hist. Musc., Tab. XII, Fig. 6 (1742) (lectotipo !); Sweden, Västmanland, Kila par., torpruin SO om Granmuren, 20-VII-1962, *I. Nordin* 1449 (UPS—epitipo).

= *Usnea caucasica* Vain., Term. Füz. 22: 275 (1899)

= *Usnea chaetophora* auct. non Stirt.

= *Usnea pendulina* Motyka, *Usnea* Pars Systematica 1: 134 (1936)

= *Lichen plicatus* L. nom. rej., Sp. Pl. 2: 1150 (1753) ≡ *Usnea plicata* (L.) F.H. Wigg. nom. rej., Prim. Fl. Holsat.: 91 (1780) ≡ *Usnea barbata* var. *plicata* (L.) Fr. nom. rej., Lichenogr. Eur. Reform.: 18 (1831)

≡ *Usnea dasopoga* var. *plicata* (L.) Cromb. nom. rej., Monogr. Lich. Brit. 1: 204 (1894)

= *Usnea prostrata* Vain. in Räsänen, Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 46: 160 (1921)

=*Usnea rugulosa* Vain. in Motyka, Wydaw. Muz. Slask. Katowicach Dzial III 3(2): 25 (1930)

=*Usnea scabrata* Nyl., Flora 58: 103 (1875)

=*Usnea scrobiculata* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 144 (1936)

=*Usnea tortuosa* De Not., Giorn. Bot. Ital. 2: 202 (1846)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 2; Stenroos *et al.* (2011: 475); Randlane *et al.* (2009: 430, Fig. superior); Törre & Randlane (2007: 420, Fig. 2A); Herrera-Campos *et al.* (1998: 307, Fig. 5f); Krog *et al.* (1994: 301).

Talo epifítico, fruticuloso, ramificado, péndulo, de 25–40 cm de longitud. **Base** clara, pardo anaranjada, ocre o negra, con disco de fijación ancho, de hasta 5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma e isotómica en las ramas principales, en las ramas distales anisotómica, bifurcaciones paralelas, no divergentes. **Ramas principales** ± hinchadas, de sección irregular o angulosa, gruesas, de 1–1.5 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas** y **fisuras transversales** frecuentes en las ramas principales. **Fisuras anulares** repartidas a lo largo de todo el talo, frecuentes o esporádicas, conspicuas, en ocasiones se extienden para separar segmentos moderadamente hinchados. **Papilas** numerosas o raras, verrugosas o cilíndricas. **Tubérculos** frecuentes o raros, irregulares, en ocasiones confluentes y erosionados en los ápices, de distribución irregular, en conjunto dan a la superficie del talo un aspecto estriado. **Fibérculos** numerosos o raros. **Fibrillas** raras o numerosas, irregularmente repartidas, más abundantes hacia la base, de 3–6 mm de longitud, se desprenden con facilidad dando lugar a fibérculos tuberculados. **Soralios** numerosos o ausentes, punctiformes, irregulares, planos o ligeramente estipitados, de tamaño generalmente inferior a la mitad del diámetro de la rama, se desarrollan en el ápice de fibérculos o de tubérculo erosionados. **Isidiomorfos** numerosos o raros, dispersos o en pequeños grupos, cortos, de 0.1–0.15 mm de longitud, surgen del córtex, de los soralios o del ápice de las papilas y tubérculos erosionados.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico estudiado.

ANATOMÍA.— **Ramas**, en sección, irregulares o angulosas. **Córtex** mate o ligeramente brillante y delgado (6–10%). **Médula** homogénea, blanca, laxa o algodonosa y moderadamente gruesa (21–30%). **Eje central** blanco y moderadamente delgado (26–38%). **Relación A/M** = 1–1.7.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado, reconocemos tres quimiótipos.

- I. Con los ácidos úsnico, salacínico y ± consalacínico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado en la médula.
- II. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula.
- III. Con los ácidos úsnico, psorómico y compsorómico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ naranja en la médula.

El quimiótipo I es el más frecuente (51% de los ejemplares analizados), seguido muy de cerca por el quimiótipo II (42%), mientras que el tercero es mucho más raro (7%), apareciendo únicamente en algunos individuos recolectados en el Sistema Central. El quimiótipo III se describe aquí como nuevo para la especie.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie holártica, boreal, que también puede encontrarse en las montañas de regiones templadas con tendencias continentales, desde el oeste de Norteamérica al oeste de Eurasia (Halonen *et al.* 1998), aunque su distribución real es incierta

debido a su confusión con otras especies (Clerc 2011b). En la Península Ibérica queda restringida a los grandes sistemas montañosos, especialmente a la Cordillera Cantábrica y Pirineos, siendo mucho menos frecuente en el Sistema Central. Se ha recolectado habitualmente por encima de los 1200 m de altitud, en bosques con abundantes nieblas, aunque en algunas zonas de Navarra y Lérida puede descender puntualmente a altitudes cercanas a los 500 m. Taxón corticícola, que crece sobre diversas especies de caducifolios y coníferas. **Esp.:** Gu, Hu, L, Le, M, Na, O, Sa.

OBSERVACIONES.— *Usnea barbata* es una especie muy polimorfa, con numerosos morfotipos y transiciones entre ellos. Los caracteres más variables son: la diferente abundancia de papilas, tubérculos y fibrillas, así como la cuantía de soralias y fisuras anulares. Cuando los ejemplares están bien desarrollados, se reconoce fácilmente por su hábito, péndulo y con ramas irregulares o angulosas provistas de artículos \pm hinchados, con frecuentes fovéolas y depresiones. *Usnea dasopoga* puede confundirse fácilmente con esta especie, pero su base es habitualmente negra, las ramas y segmentos no están hinchados y presenta diferente valor CMA (por su córtex más grueso y médula más densa). Algunos morfotipos de *Usnea barbata*, con abundantes fisuras anulares, han sido identificados como *Usnea chaetophora*, actualmente sinónimo de ésta especie. *Usnea barbata* se relaciona con *Usnea lapponica*, *U. substerilis* y *U. intermedia*, las cuales se integran en un grupo aún mal definido (Ver capítulo sobre filogenia) y caracterizado por: sus talos con ramificaciones dicótomas y anisotómicas, ramas habitualmente hinchadas y provistas de frecuentes fovéolas y depresiones, además todos estos taxones tienen tendencia a vivir en situaciones de influencia continental. Las relaciones filogenéticas de este grupo aún no están resueltas, por lo que son necesarios más estudios.

3. *Usnea cavernosa* Tuck. in Agassiz, Lake Superior: 171 (1850)

INDICACIÓN LOCOTÍPICA: Ad arbores in oris Lacus Superioris, C. T. Jackson, 1845; Agassiz, 1848. Ipse legi sterilem in Montibus Albis, anno 1843. Specimen habeo omnibus conveniens e Madras, Ind. Orient., ex Hb. Hook.

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 3; Randlane *et al.* (2009: 429, Fig. inferior); Brodo *et al.* (2001: 714, Fig. 877); Clerc (1998: 329, Figs. 5, 6 y 8); Herrera-Campos *et al.* (1998: 307, 312, Figs. 5g y 10a).

Talo epifítico, fruticuloso, ramificado, péndulo, de hasta 60 cm de longitud, cuelga de forma laxa sobre las ramas del forófito. **Base** simple o múltiple, con varios discos de fijación a diferentes alturas del forófito (lo que le da al talo un aspecto de pequeño bejuco), pálida o concolora con las ramas. **Ramificación** dicótoma, isotómica, paralela, no divergente. **Ramas principales** cilíndricas, irregulares o angulosas en sección, no hinchadas, atenuadas gradualmente hacia los ápices, de aproximadamente 0.75 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en el punto de inserción. **Fovéolas y pliegues** frecuentes. **Fisuras** anulares frecuentes, especialmente en las ramas principales, inconspicuas. **Papilas, tubérculos y fibérculos** ausentes. **Fibrillas** ausentes o raras, irregularmente repartidas, muy cortas, de 0.5–3 mm de longitud. **Pseudocifelas** fusiformes y estrechas o largas y sinuosas. **Soralias e isidiomorfos** ausentes.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante y liso, delgado (6–7%). **Médula** homogénea, no pigmentada, densa (27–32%). **Eje central** de recto a sinuoso, moderadamente grueso (23–35%). **Relación A/M** > 1.2.

QUÍMICA.— El único ejemplar ibérico estudiado acumula los ácidos úsnico y salacínico; test químicos: P+ amarillo anaranjado y K+ amarillo a rojo en la médula. Este quimiótipo ha sido citado en Europa, Norteamérica y Asia.

Un segundo quimiótipo (K– y Pd–), que presenta únicamente ácido úsnico en el córtex, ha sido mencionado como muy raro en la Columbia Británica, Canadá (Halonen *et al.* 1998).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie holártica, bosques boreales y templados de montaña (Thompson 1984), se conoce de Eurasia y Norteamérica (Herrera–Campos *et al.* 1998; Ahti 1964; Motyka 1938). Es muy rara en la Península Ibérica, ha sido recolectada únicamente en el Pirineo catalán (Collada de Toses, Gerona), por encima de los 1700 m de altitud, sobre *Abies alba*. **Esp.:** Ge.

OBSERVACIONES.— Se reconoce fácilmente por su hábito péndulo y laxo, con ramas delgadas, lisas y foveoladas, sin papilas, con numerosas pseudocifelas y que no producen soraliolos ni isidiomorfos. Es necesario seleccionar un lectotipo apropiado entre el material original citado en el protólogo, por lo que se incluye la indicación locotípica (*cf.* Tavares 2002; Herrera–Campos *et al.* 1998).

4. *Usnea ceratina* Ach., Lichenogr. Universalis: 619 (1810) [basónimo]

≡ *Usnea ceratina* subsp. *ceratina* [autónimo] ≡ *Usnea barbata* var. *ceratina* (Ach.) Schaer., Enum. Crit. Lich. Eur.: 3, Tab. I, Fig. 1 (1850)

TIPO (*cf.* Ohmura 2001: 38): [Poland] Silesia, *Mosig* (H-ACH 1890—lectotipo).

= *Usnea ceratina* subsp. *incurvescens* (Arnold.) Motyka, Wydaw. Muz. Slask. Katowicach, Dział III 3(2): 20 (1930)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 4; Ohmura (2012: 93 y 103, Figs. 2B y 8); Clerc (2011b: 167, Fig. superior derecha); Dobson (2011: 449, Fig. superior); Randlane *et al.* (2009: 427, Fig. superior); Clerc (2004: 82, Figs. 1–3); Brodo *et al.* (2001: 715, Fig. 878); Herrera–Campos *et al.* (1998: 309, 314, Figs. 8k y 12c).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, ramificado, de superficie áspera y gris verdosa, corto y subpéndulo (rígido) o largo y péndulo, de 20–50 cm de longitud. **Base** simple o múltiple (cuando múltiple, los discos de fijación se suelen situar a diferentes alturas del forófito, lo que le da al talo un aspecto de pequeño bejuco), concolora, más pálida que las ramas principales o pardo anaranjada, ± larga, de 5–10 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica o raro anisotómica, divergente o paralela, irregular. **Ramas principales** cilíndricas o irregulares, ± gruesas, de 0.85–1.3 mm de diámetro, con abundantes fisuras anulares, que originan artejos cilíndricos, ligeramente hinchados. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción, en las más gruesas también pueden aparecer fisuras anulares y artejos. **Fovéolas** y **fisuras transversales** ocasionalmente presentes. **Papilas** raras o

numerosas, sobre las ramas principales, poco aparentes o verrugosas. **Tubérculos** raros o muy frecuentes, especialmente sobre ramas secundarias, grandes, conspicuos, irregulares, erosionados y blanquecinos en los ápices, lo que puede dar lugar a soralios ulcerosos, en ocasiones confluentes formando estrías sobre la superficie del talo. **Fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras o numerosas, irregularmente repartidas, tanto cortas y de aspecto espinuloso, de 1–3 mm de longitud, como largas, hasta 10 mm de longitud. **Soralios** raros o numerosos, \pm punctiformes, en ocasiones ulcerosos, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama que lo porta, planos o convexos, estipitados, surgen de los ápices de los tubérculos, sobre ramas secundarias y terminales así como en fibrillas largas, pudiendo llegar a cubrir totalmente las ramas apicales. **Isidiomorfos** raros o numerosos, de entre 0.1–0.2 mm de longitud, agrupados en los soralios.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, mate, duro, vítreo en sección longitudinal, moderadamente grueso (8–11%). **Médula** homogénea, rosa pálido o crema, raramente amarillo pálido o blanca, la localización y concentración del pigmento medular es muy variable (Truong & Clerc 2012), densa o compacta, moderadamente delgada (19–28%). **Eje central** blanco o amarillento, moderadamente grueso (26–40%). **Relación A/M** = 0.95–2.2.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado se reconocen dos quimiótipos.

- I. Con los ácidos úsnico, difractáico, barbático y \pm 4-O-demetilbarbático; test químicos: C+ amarillo, KC+ amarillo anaranjado, K– y Pd– en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, difractáico y escuamático; test químicos: C+ amarillo, KC+ amarillo anaranjado, K– y Pd– en la médula.

La pigmentación medular reacciona C+ amarillo, por lo que en los casos en los que dicha pigmentación sea difícil de apreciar, la reacción C+ amarillo facilita la identificación de la especie. El primer quimiótipo es el más frecuente, apareciendo en el 89% de los ejemplares analizados, el segundo es más raro, aunque ambos quimiótipos pueden aparecer en la misma localidad.

Se reconoce otro quimiótipo, de Asia y Sudamérica (Truong & Clerc 2012; Ohmura 2001), con los ácidos úsnico y barbático, que no ha sido detectado en la Península Ibérica.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie de amplia distribución, aparece en regiones templadas y subtropicales, en Asia, Europa, Norte y Sudamérica y en el este de África y Oceanía (Truong & Clerc 2012; Clerc 2007; Ohmura 2001). En la Península Ibérica ha sido herborizada en bosques bien conservados, umbríos, con influencia oceánica, por debajo de los 800 m. Especie fundamentalmente corticícola, crece sobre diversas especies de caducifolios, especialmente de *Quercus* y *Fagus*. Excepcionalmente saxícola, un ejemplar (Cádiz, Sierra de La Plata) fue hallado creciendo sobre una roca cubierta de musgo. **Esp.:** C, Ca, Ge, Ma, O, Po, S. **Port.:** Mi, R.

OBSERVACIONES.— Pese a ser muy polimorfa, esta especie es fácilmente reconocible por su talo rígido y tosco, que puede alcanzar varios decímetros de longitud, con abundantes tubérculos sorediados, una médula y eje pigmentados de rosa y la aparición de ácido difractáico como principal sustancia liquénica. La pigmentación medular reacciona C+ amarillo, por lo que esta reacción facilita la identificación de la especie cuando el pigmento es

muy tenue. Entre los caracteres más variables se encuentran el hábito, el patrón de ramificación, el grosor de las ramas y forma de los segmentos y la abundancia de tubérculos, soralios, isidiomorfos y fibrillas, así como la concentración de pigmento en el eje central y médula. Los talos péndulos de *Usnea ceratina* se distinguen de *U. barbata* por la diferente anatomía y composición en metabolitos secundarios, presentando ésta última ácido salacínico como principal sustancia, un córtex más delgado y una médula más gruesa y laxa. También puede confundirse con *Usnea subgracilis*, cuando el pigmento medular es muy tenue; sin embargo el córtex de *U. subgracilis* suele ser mate, los isidiomorfos son poco frecuentes y produce ácido protocetrárico como sustancia medular. *Usnea subscabrosa* nunca presenta pigmento medular, los soralios son más pequeños y no surgen a partir de grandes tubérculos y produce ácido protocetrárico como principal sustancia medular. Ver también las observaciones en *Usnea cristatula*.

5. *Usnea cornuta* Körb., Parerga Lichenol.: 2 (1859) [basónimo]

≡ *Usnea inflata* var. *cornuta* (Körb.) Clauzade & Cl. Roux, Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest. Numero Special 7: 829 (1985)

TIPO (cf. Clerc 1987b: 487): [Germany] ad saxa arenaria “des Regensteins” prope Blankenburg Hercyniae [Harz], Hampe (Körber, Lich. Sel. Germ. N° 181) (L—lectotipo).

= *Usnea inflata* Delise in Duby, Bot. Gall. Pars Secunda: 615 (1830)

= *Usnea intexta* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6: 102 (1881)

= *Usnea subpectinata* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6: 108 (1881)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 5; Ohmura (2012: 104, Fig. 9); Dobson (2011: 449, Fig. inferior); Randlane *et al.* (2009: 432, Fig. superior); Herrera—Campos *et al.* (2001: 237-238, 240, 242-243 y 247, Figs. 1a, 2c, 2d, 2e, 4, 7, 8 y 13a); Brodo *et al.* (2001: 716, Fig. 880); Clerc (1987b: 481 y 490, figs. 5, 11 y 24).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 3–10 cm de longitud. **Base** simple, pálida, pardo clara, ocre o concolora con las ramas principales, excepcionalmente negra hacia el disco de fijación, de 2–5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica o isotómica en las partes apicales, divergente. **Ramas principales** hinchadas, de 0.8–1.5 mm de diámetro, con frecuentes fisuras anulares que delimitan artejos ± cilíndricos o fusiformes. **Ramas secundarias** constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas** y **depresiones** ocasionales. **Papilas** y **tubérculos** raros o numerosos, verrugosos, principalmente sobre ramas secundarias. **Fibérculos** raros o ausentes. **Fibrillas** repartidas de forma irregular a lo largo del talo, cortas, gruesas y de aspecto espinuloso, de hasta 3 mm de longitud. **Pseudocifelas** ausentes. **Soralios** frecuentes, principalmente sobre ramas secundarias y terminales, desarrollándose a partir del córtex (ramas secundarias y terminales) o en el ápice de los tubérculos (en las ramas principales y secundarias), planos o ± estipitados, no errumpentes, irregulares, sin margen cortical definido, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, a menudo se fusionan. **Isidiomorfos** en los soralios, ocasionalmente en el córtex, cortos, de 0.1–0.2 mm, numerosos y agrupados, en los soralios maduros pueden desprenderse.

Apotecios raros, hasta 4mm de diámetro. **Picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, delgado o moderadamente grueso (5–9%). **Médula** heterogénea, con una estrecha capa compacta próxima al córtex y otra capa interna, de laxa a densa, moderadamente gruesa o gruesa (25–36%). **Eje central** blanco, anaranjado o rosado, esto último cuando está presente el ácido salacínico como sustancia medular aunque no es dicha sustancia la que lo causa, delgado o moderadamente grueso (15–35%). **Relación A/M** = 0.3–1.3. **CMA** tipo–*cornuta*.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado, se distinguen tres quimiótipos.

- I. Con los ácidos úsnico, estíctico y \pm norestíctico, acompañados de sustancias accesorias del complejo del ácido estíctico; test químicos: K+ amarillo o naranja y Pd+ amarillo o naranja en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, salacínico, \pm consalacínico y \pm conestíctico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado en la médula.
- III. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula.

El quimiótipo I es el más frecuente (72% de los ejemplares analizados), mientras que los quimiótipos II (26% de los ejemplares) y III (2% de los ejemplares) son más raros.

Se ha detectado la presencia del ácido protocetrárico en el quimiótipo II (Clerc 1987b), aunque no la encontramos en el material Ibérico. En Norteamérica se han mencionados dos quimiótipos adicionales (Clerc 2007). IV: con los ácidos úsnico, norestíctico y \pm ácidos grasos sin identificar; V: con los ácidos úsnico, norestíctico, lobárico y \pm ácidos grasos sin identificar.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie oceánica que ha sido citada en Europa, Macaronesia, Sudamérica, este y oeste de Norteamérica, Japón y Australia (Clerc 2007). En Europa se extiende por las costas atlánticas, entre el suroeste de Noruega y Portugal, con algunas localidades mediterráneas (Fos & Clerc 2000). En la Península Ibérica ha sido herborizada en la región Eurosiberiana, y en localidades mediterráneas subhúmedas de Cataluña y del cuadrante suroccidental. Se trata de una de las especies más frecuentes en zonas con influencia oceánica del norte peninsular (López de Silanes *et al.* 1999). Crece como epifítica, sobre corteza y madera, y ocasionalmente sobre rocas, normalmente en situaciones iluminadas y con humedad atmosférica. **Esp.:** B, Ba, C, Ca, H, Lu, Na, O, Or, Po, S. **Port.:** BL, E, Mi.

OBSERVACIONES.— Es una especie muy polimórfica, en especial en lo que se refiere al hábito, grado de hinchamiento de las ramas, presencia de fibrillas y papilas y abundancia de isidiomorfos. Se caracteriza por presentar ramas hinchadas, ramas secundarias constreñidas en el punto de inserción y soralias punctiformes cubiertos de isidiomorfos. Puede confundirse con *Usnea flammea*, que aparece en el mismo hábitat, pero la base de esta última es más pálida y desarrolla fisuras anulares con los tejidos medulares evertidos, sus ramas no están constreñidas en los puntos de inserción, su médula es más delgada y compacta y normalmente produce ácido lobárico como sustancia medular. *Usnea esperantiana* presenta un talo erecto y compacto, soralias planos o ligeramente excavados y \pm confluentes y carece de isidiomorfos. Se precisa una revisión de este taxón, ya que su monofilia ha sido rechazada (Truong *et al.* 2013b). Ver las observaciones en *Usnea* sp. 1 para su diferenciación.

6. *Usnea cristatula* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 2(2): 641 (1938)

TIPO (cf. Herrera—Campos *et al.* 1998: 318): México, Michoacán, Morelia, Cerro Azul, 3300 m, A. Brouard (LBL—holotipo).

ICONOGRAFÍA: Clerc (2011a: 43, Fig. 1); Truong & Clerc (2012: 629-630, Figs. 2D-F, 3E y 3F).

Talo epifítico, fruticuloso, péndulo o subpéndulo, gris verdoso o verde grisáceo, áspero y rígido, de 30–40 cm de longitud. **Base** simple o múltiple, cuando múltiple los discos de fijación se sitúan a diferentes alturas del forófito, lo que le da al talo un aspecto de pequeño bejuco, pálida, concolora con el talo o con un pigmento anaranjado, de 2–4 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica o anisotómica, de divergente a paralela. **Ramas principales** cilíndricas o ligeramente hinchadas, de 1.15 mm de diámetro. **Ramas secundarias** numerosas o raras, no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas** ausentes. **Fisuras** anulares frecuentes en toda la longitud del talo. **Papilas** raras, verrugosas, sobre las ramas principales. **Tubérculos** raros o numerosos, especialmente sobre ramas secundarias y laterales, con los ápices erosionados (pseudocifelas) pero sin desarrollar soralios. **Fibérculos** irregularmente presentes. **Fibrillas** raras o numerosas, de aspecto espinuloso, irregularmente repartidas, de 1–10 mm de longitud. **Pseudocifelas** punctiformes, sobre el córtex o en el ápice de los tubérculos. **Soralios** e **isidiomorfos** ausentes.

Apotecios numerosos, de 1.5–5 mm de diámetro, laterales, terminales o subterminales. **Picnidios** no observados en el material ibérico estudiado.

ANATOMÍA.— **Córtex** verde grisáceo, mate, brillante o vítreo en sección longitudinal, de superficie dura y áspera, grueso (9–11%). **Médula** homogénea, densa o compacta, pigmentada de rosa o crema en las proximidades del eje central, pigmentación ocasionalmente muy difusa y difícil de apreciar, moderadamente delgada (23–25%). **Eje central** blanco o amarillento, moderadamente grueso (28–36%). **Relación A/M** = 1.15–1.6.

QUÍMICA.— En el material ibérico herborizado, dos ejemplares, reconocemos dos quimiótipo.

- I. Con los ácidos úsnico, difractáico, barbático y \pm 4-O-demetilbarbático; test químicos: C+ amarillo, KC+ amarillo—anaranjado, K– y Pd– en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, difractáico y escumático; test químicos: C+ amarillo, KC+ amarillo—anaranjado, K– y Pd– en la médula.

Los pigmentos medulares reaccionan C+ amarillo, por lo que en los casos en los que dicha pigmentación sea difícil de apreciar, la reacción C+ amarillo facilita la identificación de esta especie. En los apotecios, el disco reacciona KC– y Pd–.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— *Usnea cristatula* muestra una interesante distribución disyunta, se ha herborizado en México y en la Península Ibérica (Clerc 2011a; Herrera—Campos *et al.* 1998). Se trata de un taxón raro en el sur de la Península Ibérica, donde únicamente se reconoce, a baja altitud (unos 100 m), en bosques mediterráneos de *Quercus suber* y *Q. canariensis* con influencia atlántica y elevada humedad atmosférica. Según nuestros datos, la cita de Cádiz es nueva para España. **Esp.:** Ca. **Port.:** (BA).

OBSERVACIONES.— Se considera a esta especie como el par fértil de *Usnea ceratina* (Clerc 2011a), de la cual se distingue por desarrollar apotecios y por su restringida distribución. Por el momento y hasta obtener más datos de otras regiones geográficas y no perder la información, distribucional y ecológica, que nos ofrece nuestros resultados, mantenemos los dos taxones separados (Ver capítulo sobre filogenia). Se reconoce fácilmente por su hábito péndulo, los numerosos apotecios, la presencia de una pigmentación medular de color crema a rosada que reacciona C+ amarillo y por la producción de ácido difractáico, con los ácidos barbático y escuamático como sustancias acompañantes. Clerc (2011a) citó esta especie para Portugal, en base a unos ejemplares recolectados por I. Nordin y depositados en UPS.

7. *Usnea dasaea* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 104 (1881)

TIPO (cf. Clerc 1987b: 489): [Portugal] Madeira, Funchal, *Payne* (BM—lectotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 6; Ohmura (2012: 106, Fig. 10); Randlane *et al.* (2009: Fig. superior); Clerc & Herrera-Campos (1997: 297-299, Figs. 9-11).

Talo epífítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de hasta 15 cm de longitud. **Base** clara o concolora con el resto del talo, de 1–3 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas o \pm irregulares, ligera o claramente hinchadas, de 0.8–1.2 mm de diámetro. **Ramas secundarias y laterales** ligeramente constreñidas en el punto de inserción. **Fovéolas** y **depresiones** ocasionalmente presentes. **Papilas** y **tubérculos** ausentes. **Fibérculos** raros o ausentes. **Fibrillas** numerosas, cortas, de 1–2(–3) mm de longitud, repartidas en densos grupos, especialmente hacia la parte basal, dándole al talo un aspecto espinuloso. Las fibrillas se desprenden fácilmente y pueden actuar como propágulos vegetativos, dejando como resultado una cicatriz superficial que puede dar lugar al desarrollo de soralios. **Soralios** punctiformes, \pm longitudinalmente elípticos, \pm estipitados, convexos, parcialmente confluentes, formando masas irregulares con margen cortical no revertido, sobre ramas laterales y terminales, se originan a partir de las cicatrices dejadas por las fibrillas desprendidas, inferiores a la mitad del diámetro de la rama. **Isidiomorfos** frecuentes, grandes, de 0.15–0.3 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, delgado (5–9%). **Médula** heterogénea, no pigmentada, con una estrecha capa compacta próxima al córtex y otra capa interna densa, gruesa (25–29%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso (25–34%). **Relación A/M** = 0.8–1.2. **CMA** tipo-*cornuta*.

QUÍMICA.— Especie químicamente uniforme (Clerc & Herrera-Campos 1997), acumula los ácidos úsnico, galbínico, norestíctico y salacínico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado en la médula.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— De amplia distribución, ha sido reconocida en Norte y Sudamérica, África, Asia y Europa (Clerc & Herrera-Campos 1997). En Europa presenta una distribución suroccidental (Fos & Clerc 2000). Taxón raro en la Península Ibérica, ha sido recolectado en

alcornocales meso y termomediterráneos, subhúmedos, con influencia oceánica y abundantes nieblas, por debajo de los 500 m de altitud. **Esp.:** Ge. **Port.:** (E).

OBSERVACIONES.— Especie rara en la Península Ibérica, se caracterizada por su ramificación dicótoma y anisotómica, sus abundantes fibrillas (que le dan un aspecto espinuloso al talo) y la acumulación de ácido galbínico. Se trata de la única especie en la Península Ibérica que contiene ácido galbínico como sustancia medular. *Usnea dasaea* es muy variable morfológicamente, especialmente en cuanto al número de fibrillas que produce. Las grandes variaciones morfológicas que hemos observado en la especie, han sido descritas en su mayoría bajo rangos subespecíficos, algunas de ellas con aspectos muy diferentes. Por poner ejemplos extremos, hemos observado una de aspecto espinuloso, con numerosas fibrillas y apenas soledios, y otra solediada, con numerosos soledios y apenas fibrillas. Sin embargo, no encontramos discontinuidad entre los distintos morfotipos. Algunos morfotipos de *Usnea dasaea* pueden confundirse con *U. cornuta*, que carece de ácido galbínico y sus segmentos están hinchados. El aspecto espinuloso del talo recuerda al de *Usnea hirta*, una especie más continental, sin embargo *U. dasaea* carece de foveolas, su médula es más compacta y produce ácido galbínico.

8. *Usnea dasypoga* (Ach.) Nyl., Meddeland Soc. Fauna Fl. Fenn. 1: 14 (1876) ["dasypoga"]

≡ *Usnea plicata* var. *dasypoga* Ach., Methodus Sectio Post.: 312 (1803) ["dasypoga"] [basónimo] ≡ *Usnea barbata* var. *dasypoga* (Ach.) Ach., Lichenogr. Universalis: 624 (1810) ≡ *Usnea dasypoga* subsp. *eudasypoga* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 193 (1936) nom. illeg.

TIPO (cf. Linda in Arcadia 2013: 605; Clerc 2011b: 141): [Switzerland] Helvetia, *Schleicher* (A-ACH 1843—lectotipo).

= *Usnea chaetophora* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 7: 76 (1883)

= *Usnea filipendula* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 104 (1881) ≡ *Usnea filipendula* var. *filipendula* [autónimo]

= *Usnea muricata* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 182 (1936)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 7; Wirth & Kirschbaum (2014: 64); Wirth *et al.* (2013: 1133a, 1136); Clerc (2011b: 168, figura superior izquierda); Stenroos *et al.* (2011: 477); Dobson (2011: 450, Figs. superiores); Randlane *et al.* (2009: 428, Fig. inferior); Törra & Randlane (2007: 420, Fig. 1D, sub *Usnea filipendula*); Brodo *et al.* (2001: 718, Fig. 883, sub *U. filipendula*); Wirth *et al.* (2004: 35, sub *U. filipendula*); Moberg & Holmåsén (1992: 106, sub *U. filipendula*).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, péndulo, de 15–30 (> 50) cm de longitud. **Base** bien desarrollada, negra, disco de fijación ancho, simple o múltiple (varios discos de fijación en la misma base), de 3–15mm de longitud, con fisuras anulares. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, isotómica en los ápices, paralela, no divergente. **Ramas principales** bien diferenciadas durante al menos la mitad de la longitud del talo, con fisuras anulares conspicuas que pueden dejar expuesto el eje central, normalmente inferiores a 1 mm de diámetro. **Ramas laterales y secundarias** cilíndricas, no constreñidas en el punto de inserción, sinuosas cerca de los ápices. **Fovéolas y fisuras transversales** raras o ausentes. **Papilas** raras o numerosas, pequeñas y poco aparentes o verrugosas, sobre ramas principales.

Tubérculos ausentes. **Fibérculos** raros o numerosos, ausentes de las partes apicales. **Fibrillas** raras o abundantes, más frecuentes cerca de la basa, cortas, de 1.5–3 mm, o largas, de 5–15 mm, surgen perpendiculares de las ramas principales, irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llega a tomar un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”), se desprenden fácilmente produciendo fibérculos. **Soralios** punctiformes, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, planos o \pm estipitados, orbiculares, sin margen cortical, raramente confluentes, surgen de fibérculos o papilas erosionadas, ausentes en los ápices. **Isidiomorfos** conspicuos y habitualmente numerosos, sobre soralios jóvenes, aislados o agrupados, grandes, de 0.15–0.25 mm de longitud, en ocasiones dan lugar a **isidiofibrillas**.

Apotecios raros, laterales, terminales o subterminales, de 0.5–1 cm de diámetro. **Picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, mate, moderadamente grueso o grueso (8–13%). **Médula** homogénea, blanca, densa o compacta, moderadamente delgada (17–26%). **Eje central** blanco, grueso (24–45%). **Relación A/M** = 1.3–3.

QUÍMICA.— Se han detectado cuatro quimiótipos en el material estudiado de la Península Ibérica.

- I. Con los ácidos úsnico, salacínico, \pm consalacínico, \pm protocetrárico y \pm sustancia no identificada denominada SD1; test químicos: K+ amarillo, naranja o rojo y Pd+ amarillo o naranja en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, psorómico, \pm consporómico y \pm SD1; test químicos: K+ amarillo y Pd+ amarillo en la médula.
- III. Con el ácido úsnico y \pm atranorina; test químicos: K– y Pd– en la médula.
- IV. Con los ácidos úsnico, salacínico, psorómico, \pm consalacínico, \pm consporómico y \pm atranorina; test químicos: K+ amarillo, naranja o rojo y Pd+ amarillo o naranja en la médula.

La atranorina puede aparecer ocasionalmente en cualquiera de los 4 quimiótipos. El quimiótipo I es el más abundante (71% de los ejemplares analizados, todos carentes de ácido protocetrárico), seguido de los quimiótipos II (15% de los ejemplares) y III (13% de los ejemplares). El quimiótipo IV es minoritario (1% de los ejemplares). Los quimiótipos II y IV, caracterizados por la presencia de ácido psorómico, se describen aquí como nuevos para la especie.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie de amplia distribución en el hemisferio norte, conocida como circumpolar, de amplias regiones boreales, aunque que también puede encontrarse en las montañas de regiones templadas. Ha sido citada en Europa, norte de Asia (Siberia), oeste de Norteamérica y México (Herrera-Campos *et al.* 1998), pero esta distribución es incierta debido a su frecuente confusión con otras especies (Clerc 2011b). En la Península Ibérica se ha recolectado en bosques de zonas montañosas, en altitudes superiores a los 1000 m (750m la localidad a menor altitud) hasta el límite del bosque. Especie corticícola, que crece sobre diversas especies de forófitos, tanto caducifolios como coníferas, sobre madera o excepcionalmente como saxícola. **Esp.:** Áv, Gu, Hu, L, Le, Lu, M, Na, O, Or, S, So, SS, Te. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— Especie caracterizada por su talo péndulo, base ennegrecida, ramas no hinchadas, córtex \pm grueso y por sus numerosas fibrillas, al menos hacia la base, e isidiomorfos.

Para las diferencias con respecto a otras especies próximas ver las observaciones de *Usnea barbata* y *U. ceratina*. Clerc (2011b) considera *Usnea chaetophora* como sinónimo y simple morfotipo de *U. dasopoga*, caracterizado por ramas con numerosos segmentos, cortos y separados por anulaciones muy conspicuas. Un morfotipo similar también puede encontrarse en *Usnea barbata*. Todo el material de herbario revisado que se encontraba bajo el nombre de *Usnea chaetophora* correspondía a ejemplares muy anulados de *U. dasopoga* o de *U. barbata*. Los ejemplares con los quimiótipos II y IV, con ácido psorómico, no muestran diferencias moleculares, morfológicas, ecológicas o de distribución con respecto a los otros quimiótipos.

9. *Usnea diplotypus* Vain., Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 48: 172 (1925)

TIPO (cf. Halonen *et al.* 1999: 241): Finland, Varsinais-Suomi, Turku, Pahanieniemi, in latere abrupto rupis graniticae, 1923, *Vainio* (TUR-V 530—lectotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 8; Randlane *et al.* (2009: 433, Fig. superior); Tõrra & Randlane (2007: 422, Fig. 3B); Brodo *et al.* (2001: 717, Fig. 882); Clerc (1987a: 101, Fig. 1B).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto, de 4–8 cm de longitud. **Base** negra, clara o concolora con las ramas, de 2–3 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente, abundante. **Ramas principales** irregulares, \pm hinchadas, de 0.85–1.1 mm de diámetro. **Ramas secundarias y laterales** no constreñidas en el punto de inserción. **Ramas terminales** a menudo sinuosas y con ápices contortos. **Fovéolas, depresiones y fisuras transversales** frecuentes. **Papilas** numerosas o de número variable, sobre las ramas principales y secundarias. **Tubérculos y fibérculos** generalmente ausentes. **Fibrillas** raras e irregularmente repartidas o numerosas, en este caso la rama (o el talo) toma un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”), también cerca de las partes apicales, cortas, de 1–3 mm de longitud. **Soralios** pequeños, punctiformes, planos o convexos, siendo entonces errumpentes, ocasionalmente confluentes, desarrollándose a partir del córtex, inferiores a la mitad del diámetro de la rama. **Soredios** farinosos. **Isidiomorfos** numerosos, agrupados, sobre soralios jóvenes y maduros, en ocasiones dan lugar a **isidiofibrillas**, largos, de 0.15–0.3 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** mate, delgado o moderadamente grueso (6–11%). **Médula** homogénea, blanca, laxa o moderadamente densa, \pm gruesa (21–28%). **Eje central** moderadamente grueso (25–40%). **Relación A/M** = 0.9–1.8.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado reconocemos dos quimiótipos.

- I. Con los ácidos úsnico, salacínico y \pm atranorina; test químicos: K+ amarillo o rojo y Pd+ amarillo o naranja en la médula.
- II. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula.

El quimiótipo I es el mayoritario (80% de los ejemplares analizados). El quimiótipo II es minoritario (20% de los ejemplares analizados).

En Europa y Norteamérica se reconocen como sustancias accesorias del ácido salacínico, los ácidos caperático, barbático, protocetrárico y alectoriálico (Clerc 2007; Halonen *et al.* 1998, 1999), no detectados en los ejemplares ibéricos estudiados.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Esta especie ha sido citada en Europa, oeste de Norteamérica y norte de México (Clerc 2007; Halonen *et al.* 1998). En la península ibérica se comporta como corticícola de tendencias continentales, recolectada por encima de los 750 m de altitud, crece sobre diversas especies de planifolios. **Esp.:** Áv, Hu, Na, Sa, Va.

OBSERVACIONES.— El concepto que seguimos para esta especie es el de Halonen *et al.* (1998, 1999). Se caracteriza por su ramificación dicótoma, anisotómica, por sus ramas \pm hinchadas, con fovéolas y fisuras transversales, soralios pequeños, siempre punctiformes y por sus numerosos isidiomorfos agrupados, grandes, que pueden dar lugar a isidiofibrillas. Se distingue de *Usnea subfloridana* por su diferente composición en metabolitos secundarios, por desarrollar fovéolas y fisuras transversales y por su ramificación dicótoma y anisotómica. Recuerda a *Usnea hirta* por la abundancia de isidiomorfos e isidiofibrillas, el tipo de ramificación y las ramas hinchadas y foveoladas, pero se distingue de ella por su diferente composición en metabolitos secundarios y por su ennegrecida base. *Usnea diplotypus* es una especie próxima a *U. substerilis* y a *U. lapponica* y probablemente quedaría incluida en el grupo de especies de *U. intermedia* (Halonen *et al.* 1998, 1999), donde *U. intermedia* sería el equivalente primario fértil. Este grupo de especies se caracteriza por su ramificación, dicótoma y anisotómica, su córtex relativamente fino, su médula normalmente laxa y bastante gruesa, su base de pálida a claramente ennegrecida y sus ramas, a menudo hinchadas y \pm foveoladas. La composición en metabolitos secundarios de este grupo es variable, pero los quimiótipos con ácido salacínico y deficientes en ácidos medulares son muy comunes. Además las especies de este grupo tienen tendencias continentales en su distribución.

10. *Usnea erinacea* Vain., Dansk Bot. Ark. 4(11): 3 (1926)

TIPO (*cf.* Clerc 2011a: 44): México, Chimantla, V-1841, *F. M. Liebmann* [Lich. Mexic. 7706] (TUR—holotipo).

=*Usnea lusitanica* ad. int. (*cf.* Clerc 2011a: 44)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 9; Clerc (2011a: 44, Fig. 2); Swinscow & Krog (1979: 244-245, Figs. 16 y 17, sub *Usnea sanguinea* Swinscow & Krog).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 7–10 cm de longitud, con una pigmentación rojiza en el córtex que es más evidente en la base. **Base** clara o concolora con las ramas (rojiza), de 0.3–0.7 cm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica o isotómica en las partes apicales, divergente. **Ramas principales y secundarias** cilíndricas, no hinchadas ni constreñidas en los puntos de ramificación, gruesas, de 1.6 mm de diámetro. **Papilas** de raras o numerosas. **Fibrillas** abundantes, irregularmente repartidas a lo largo de todo el talo, cortas y algo afinadas (1.5–3 mm de longitud) u ocasionalmente largas y delgadas (10–15 mm de longitud), proporcionan un aspecto espinuloso a las ramas. **Soralios** e **isidiomorfos** ausentes.

Apotecios numerosos, subterminales o terminales, de 0.5–1 cm de diámetro. **Picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, con un pigmento rojizo, en ocasiones disperso, más intenso cerca de la base, grueso (12%). **Médula** homogénea, compacta, delgada o moderadamente gruesa (18%). **Eje central** blanco, grueso (40%). **Relación A/M** = 2.17.

QUÍMICA.— En la Península Ibérica es químicamente uniforme. Detectamos los ácidos úsnico, estictico y sustancias del complejo del ácido estictico; test químicos: K+ amarillo a naranja y Pd+ amarillo a naranja en la médula.

A diferencia de nuestros ejemplares, el material norteamericano y africano analizado por Swinscow & Krog (1979) y por Clerc (2007), contiene los ácidos norestictico, salacínico y \pm protocetrárico como sustancias medulares. Por otro lado, los ejemplares sudamericanos estudiados por Truong *et al.* (2011), son los que mayor variabilidad química muestran, con 4 quimiótipes diferentes.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie referida de África Oriental, Madagascar (Swinscow & Krog 1979. sub *Usnea sanguinea*), Sudamérica (Truong *et al.* 2011), sur de Norteamérica (Clerc 2007), y Península Ibérica. En la Península Ibérica es rara, se comporta como oceánica y ha sido herborizada en localidades de la costa atlántica, por debajo de los 800 m de altitud, creciendo sobre diversos forófitos, tanto planifolios como aciculifolios. **Port.:** BL, DL, Mi.

OBSERVACIONES.— A *Usnea erinacea* se la considera el par fértil de *U. rubicunda* (Truong *et al.* 2011), con la que comparte la misma morfología, metabolitos secundarios y hábitat, se la distingue tan solo por producir apotecios. En la Península Ibérica, *Usnea erinacea* es más rara que *U. rubicunda*. Puede confundirse con *Usnea florida*, otra especie típicamente fértil pero mucho más abundante, de la cual *U. erinacea* se distingue por su pigmento rojo del córtex, especialmente marcado hacia las partes más basales y por la producción de ácido norestictico y sustancias del complejo del ácido estictico como metabolitos secundarios.

Ejemplares portugueses fueron provisionalmente denominados como *Usnea lusitanica* ad. int. (cf. Clerc 2011a), hasta que el examen de más material procedente de otras regiones (Swinscow & Krog 1979, sub *Usnea sanguinea* Swinscow & Krog) produjo que este nombre fuese incluido dentro de *U. erinacea* (Clerc 2011a).

11. *Usnea esperantiana* P. Clerc, Candollea 47(2): 514 (1992)

TIPO (cf. Clerc 1992: 514): Espagne, Illes Canaries, Tenerife, Tanque, Los Partidos de Franquis, petite colline à l'ouest d'un village abandonné, Flan NE de la colline, sur les branches de *Pinus canariensis*, 1200 m, 8-IX-1986, P. Clerc (G—holotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 10; Dobson (2011: 450, Fig. inferior); Randlane *et al.* (2009: 431, Fig. inferior); Clerc (1992: 516-517, Figs. 1 y 2).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto y compacto, pequeño, de (2–)3–4(–7) cm de longitud. **Base** pardo clara o concolora con las ramas principales, muy corta y poco aparente, de 1–2 mm de longitud. **Ramificaciones** abundantes, dicótomas, isotómicas, divergentes. **Ramas principales** cilíndricas o \pm irregulares, ligeramente hinchadas, de 0.5–1 mm de diámetro. **Ramas secundarias** y **laterales** constreñidas en el punto de inserción, hinchadas y \pm deformadas; ápices apenas divididos, contortos y recurvados, especialmente cuando están

fuertemente sorediados. **Fovéolas** y **fisuras transversales** relativamente frecuentes. **Papilas** irregularmente repartidas, pequeñas, poco evidentes o verrugosas. **Tubérculos** y **fibérculos** ausentes. **Fibrillas** irregularmente repartidas, de aspecto espinuloso, cortas, de 1–2mm de longitud. **Pseudocifelas** ausentes. **Soralios** numerosos, planos o ligeramente excavados, irregulares, anchos, superiores a la mitad del diámetro de la rama, surgen inicialmente del córtex de las ramas terminales y de las fibrillas, son a menudo confluentes y llegan a cubrir la totalidad de los ápices de las ramas. **Isidiomorfos** ausentes.

Apotecios y **picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, delgado (5–8%). **Médula** blanca, homogénea o heterogénea, laxa o densa, gruesa (27–35%). **Eje central** pigmentado de rosa o naranja, delgado (20–30%). **Relación A/M** = 0.7–1.3. **CMA** tipo—*cornuta*.

QUÍMICA.— Especie químicamente uniforme en la Península Ibérica. En el material ibérico estudiado reconocemos los ácidos úsnico, salacínico y bourgeánico, también con ácido consalacínico y diversas sustancias del complejo del ácido estíctico como accesorias; test químicos: K+ amarillo a rojo y P + amarillo anaranjado en la médula. Es la única especie sorediada de Europa que presenta ácido bourgeánico como sustancia medular (Randlane *et al.* 2009). Todo el material peninsular producía ácido conestíctico como sustancia accesoria y, en ocasiones, otros compuestos del complejo del ácido estíctico.

Algunos autores (Clerc 2007) han considerado como quimiótipos independientes las diferentes combinaciones de los ácidos salacínico, bourgeánico y sustancias pertenecientes al complejo del ácido estíctico. En el presente trabajo consideramos su aparición como variaciones de un mismo quimiótipo.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Ampliamente reconocida en el Suroeste de Europa, Macaronesia, Sudamérica y oeste de Norteamérica (Clerc 2007). En la Península Ibérica se comporta como especie oceánica, que en ocasiones puede aparecer hacia el interior, pero siempre en zonas con elevada humedad atmosférica, áreas resguardadas y normalmente ligadas a cursos de agua. Especie corticícola que ha sido recolectada sobre diversos forófitos, tanto planifolios como aciculifolios. **Esp.:** C, Ca, Cc, Cs, Gu, H, Lu, Mu, Na, Or, Po, Sa. **Port.:** AAl, Ag, BL, Mi.

OBSERVACIONES.— Esta especie se reconoce fácilmente por el pequeño tamaño de su talo, por sus ramas recurvadas cubiertas de soralios, por carecer de isidiomorfos, por su eje central normalmente teñido de un color rosado o anaranjado y por la presencia constante de ácido bourgeánico como sustancia medular. Puede recordar a *Usnea glabrata*, que también carece de isidiomorfos, pero ésta presenta soralios profundamente excavados que dejan expuesto el eje central no pigmentado, y que presenta los ácidos protocetrárico y fumarprotocetrárico como sustancias medulares. Para su diferenciación con otras especies, ver las observaciones en *Usnea glabrata* y *U. flavocardia*.

12. *Usnea flammea* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 102 (1881)

TIPO (*cf.* Clerc 1987: 489): [Portugal] Madeira, Funchal, *J. Paine* (BM—lectotipo).

=*Usnea rupestris* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 2: 306 (1937)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 11; Dobson (2011: 451, Fig. superior); Randlane *et al.* (2009: 431 y 433, Figs. centrales); Clerc (1987: 483, 484, 488, Figs. 6, 9, 12, 17, 18 y 23).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, erecto o subpéndulo, pequeño, de 4–7 cm de longitud. **Base** pardo clara, tostada o concolora con las ramas, con numerosas fisuras anulares que suelen presentar tejidos medulares evertidos, de 2–5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica o isotómica en los ápices, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, fusiformes o \pm irregulares, de 0.7–1 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción o muy ligeramente constreñidas cuando parten de las ramas principales, artejos conspicuos, cilíndricos, raramente hinchados. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Papilas** frecuentes, raras o ausentes, hemisféricas y poco aparentes o verrugosas, irregularmente repartidas, sobre las ramas secundarias. **Tubérculos** raros, sobre las ramas secundarias, sorediados. **Fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras e irregularmente repartidas, espinosas, cortas, de 2–3 mm de longitud. **Soralios** pequeños, punctiformes, planos o ligeramente estipitados, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, raro más grande, surgen del córtex o más raramente del ápice de tubérculos y papilas en las ramas secundarias y terminales. **Isidiomorfos** frecuentes, agrupados en los soralios, que se desprenden fácilmente, \pm largos, de 0.15–0.3 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** mate, moderadamente delgado (6.5–10%). **Médula** blanca, homogénea o heterogénea, \pm laxa o densa, moderadamente delgada (19–29%). **Eje central** moderadamente grueso (29–40%). **Relación A/M** = 1–2.

QUÍMICA.— Especie químicamente uniforme (Clerc & May 2007; Clerc 1987b). El material ibérico analizado acumula los ácidos úsnico, estictico, norestictico y \pm lobárico; test químicos: K+ amarillo a rojo–anaranjado con cristales y Pd+ amarillo a anaranjado en la médula. El ácido lobárico está presente en el 60% de los ejemplares analizados, por lo que puede ser empleado como carácter diagnóstico. Esto se ve apoyado por los resultados obtenidos en otras regiones del mundo (Clerc 1987b; Clerc & May 2007), en los que el ác. lobárico se detecta hasta en el 80% de los ejemplares.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie extremadamente oceánica que se conoce de la costa nororiental de Norteamérica, Macaronesia, costa occidental de Europa y algunas localidades dispersas en el Mediterráneo (Clerc & May 2007). Es una especie costera que muestra preferencia por sitios lluviosos y sin grandes diferencias de temperatura a lo largo del año. En la Península Ibérica se localiza fundamentalmente en la cornisa cantábrica y norte de la costa atlántica, desde el nivel del mar hasta los 800 m de altitud, con algunas localidades singulares en la vertiente Mediterránea (Sierra Calderona), sur peninsular (Cádiz, Parque Natural de Los Alcornocales) y Badajoz, en alcornocales luso–extremadurenses suboceánicos. *Usnea flammea* es una especie primariamente corticícola, apareciendo sobre diversas especies de planifolios y aciculifolios, secundariamente puede crecer sobre madera (tocones) o roca (areniscas y granitos). **Esp.:** Ba, C, Ca, Lu, Na, O, Or, Po, S, V, Vi. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— *Usnea flammea* a menudo se confunde con *U. cornuta*, con la cual comparte hábitat. Sin embargo, *U. cornuta* produce ramas laterales claramente constreñidas, una médula más gruesa y laxa y un eje central más delgado. Además *Usnea flammea* suele desarrollar unos soralias más grandes y acumular ácido lobárico en la médula, una sustancia que no ha sido detectada en los ejemplares ibéricos de *Usnea cornuta*. Para distinción con otras especies ver las observaciones en *Usnea* sp. 1.

13. *Usnea flavocardia* Räsänen, Revista Univ. (Santiago) 21: 139 (1936)

TIPO (cf. Clerc 2004b: 84): Chile, Valdivia: Corral, sobre Cercos, 16-I-1929, H. Gunckel 1635 (H—holotipo).

=*Usnea wirthii* P. Clerc, Saussurea 15: 34 (1984)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 12; Ohmura (2014: 70, Fig. 1); Truong *et al.* (2011: 487, Fig. 5A-C); Randlane *et al.* (2009: 426, Fig. central).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, erecto, pequeño, de 3–4(–6) cm de longitud. **Base** amarillo intensa, concolora con las ramas o pardo pálida, corta, de 1–3 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas o irregulares, \pm hinchadas, de 0.5–1.15 mm de diámetro. **Ramas secundarias** \pm constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas, depresiones y fisuras transversales** ocasionalmente frecuentes. **Papilas y tubérculos** raros o ausentes, cuando presentes son poco aparentes. **Fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras a abundantes, de aspecto espinuloso, irregularmente repartidas sobre las ramas, cortas, de 1–2 mm de longitud. **Soralios** numerosos, irregulares, planos o ligeramente excavados, con los ápices convexos, confluentes, que pueden fusionarse y llegar a cubrir completamente los ápices, grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, se desarrollan a partir del córtex, sin margen cortical. **Isidiomorfos** ausentes o muy raros en los soralias jóvenes, muy cortos, < 0.1 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, rara vez pigmentada en parches de púrpura, delgado (4–7%). **Médula** heterogénea, con un estrato estrecho y compacto próximo al córtex y otro interno, laxo y pigmentado de amarillo alrededor del eje central, \pm gruesa (23–35%). **Eje central** amarillo brillante o amarillo anaranjado, delgado (20–37%). **Relación A/M** = 0.6–1.3. **CMA** tipo-*cornuta*.

QUÍMICA.— En la Península Ibérica hemos reconocido dos quimiótipos.

- I. Con los ácidos úsnico y psorómico, como sustancias mayoritarias, y los ácidos \pm conpsorómico, \pm salacínico y \pm un ácido graso sin identificar, como accesorias; test químicos: K⁺ amarillo, Pd⁺ amarillo sucio y C[–] en los soralias, Pd⁺ amarillo pálido, K⁺ amarillo anaranjado y C⁺ amarillo anaranjado en la médula. En este quimiótipo: en ocasiones, puede aparecer atranorina; el ácido psorómico se concentra en los soralias, por lo que los test químicos debe realizarse sobre los mismos en lugar de sobre la médula.

II. Con los ácidos úsnico, norestíctico y \pm compuestos del complejo del ácido estíctico; test químicos: K+ amarillo a rojo anaranjado, C+ amarillo, KC+ amarillo intenso y Pd+ anaranjado en la médula.

El quimiótipo I es el mayoritario en Europa y Asia y aparece esporádicamente en Norte y Sudamérica (Ohmura 2014; Truong *et al.* 2011; Halonen *et al.* 1998). El quimiótipo II es el mayoritario en Norte y Sudamérica (Truong *et al.* 2011, Halonen *et al.* 1998), y hasta ahora no ha sido reconocido para Europa (nuevo quimiótipo para Europa, dos ejemplares).

Se conocen otros dos quimiótipos (III y IV), exclusivos por el momento del continente americano. Además en los ejemplares sudamericanos pertenecientes al quimiótipo II se han detectado trazas de varios triterpenoides sin identificar (Truong *et al.* 2011; Clerc 2007; Halonen *et al.* 1998).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie de amplia distribución, ha sido citada en Norteamérica (Halonen *et al.* 1998), Sudamérica (Clerc 2004; Truong *et al.* 2011), Europa, Macaronesia, norte de África (Clerc 1984b) y Asia (Ohmura 2014). En la Península Ibérica se extiende por áreas de influencia oceánica, siendo más frecuente en la costa atlántica, apareciendo también en unas pocas localidades en la costa cantábrica y del cuadrante suroriental. Es muy rara hacia el interior peninsular, siempre vinculada en estos casos a cursos de agua en zonas resguardadas. Especie corticícola y secundariamente saxícola, aparece sobre diversos forófitos, tanto planifolios como aciculifolios y arbustos y también sobre madera. **Esp.:** Ab, Ca, Cs, Lu, Na, Or, Po, S, Sa. **Port.:** BL, Mi.

OBSERVACIONES.— Esta especie se reconoce fácilmente por su eje central amarillo intenso, por sus ramas constreñidas en el punto de inserción y por la presencia de ácidos psorómico, compsorómico y un ácido graso sin identificar. El material ibérico por lo general carece de los parches púrpura en el córtex. Podría confundirse con *Usnea esperantiana*, que tiene un hábitat similar, pero ésta carece de isidiomorfos, tiene un pigmento rosado o anaranjado en el eje central (nunca amarillo) y su composición en metabolitos secundarios es distinta. Probablemente, *Usnea flavocardia* tal y como se define ahora, sea polifilética, aunque para afirmarlo se requiere un estudio poblacional profundo (Truong *et al.* 2011).

14. *Usnea florida* (L.) F.H. Wigg., Prim. Fl. Holsat.: 91 (1780)

\equiv *Lichen floridus* L., Sp. Pl. 2: 1156 (1753) [basónimo y tipo del género] \equiv *Usnea florida* subsp. *florida* [autónimo] \equiv *Usnea barbata* var. *florida* (L.) Fr., Lichenogr. Eur. Reform.: 18 (1831) \equiv *Usnea florida* subsp. *eufloida* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 241 (1936) nom. illeg.

TIPO (cf. Clerc 1984a: 341; Jørgensen *et al.* 1994: 311, 376): [Sweden ?] (LINN 1273.300 espécimen inferior—lectotipo, pliego seleccionado como tipo por Howe 1912: 201).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 13; Wirth & Kirschbaum (2014: 151, Fig. superior); Wirth *et al.* (2013: 1131); Ohmura (2012: 109, Fig. 13); Dobson (2011: 451, Fig. inferior); Clerc (2011b: 168, Fig. inferior izquierda); Randlane *et al.* (2009: 431, Fig. central); Wirth *et al.* (2004: 39); Jørgensen *et al.* (1994: 312, Fig. 31); Moberg & Holmåsén (1992: 107, Fig. superior).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 3–7(–10) cm de longitud. **Base** negra, ancha, con numerosas fisuras anulares, de 3–8 mm de longitud.

Ramificación dicótoma, isotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, con numerosas fisuras anulares que ocasionalmente dejan ver tejidos medulares blanquecinos, de 0.8–1.3 m de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Papilas** numerosas, verrugosas o cilíndricas, dispersas o densamente agrupadas, sobre las ramas principales y secundarias. **Tubérculos** raros o numerosos, a menudo erosionados en los ápices. **Fibérculos** raros o numerosos, irregularmente dispuestos. **Fibrillas** raras o frecuentemente numerosas, delgadas, largas, de 3–8(–10) mm de longitud. **Soralios e isidiomorfos** ausentes.

Apotecios numerosos, subterminales, terminales o laterales, de 3–15 mm de diámetro. Cuando los talos son jóvenes, los apotecios se encuentran en estado de primordio, tienen aspecto de nódulos y se desarrollan sobre las ramas terminales. **Picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, mate, grueso (9.5–14%). **Médula** homogénea, densa o compacta, sin pigmentar, delgada (11–24%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso o grueso (30–55%). **Relación A/M** entre 1.2–5.

QUÍMICA.— En el material estudiado de *Usnea florida* de la Península Ibérica, se han detectado dos quimiótupos.

- I. Con los ácidos úsnico, tamnólico y \pm ácido alectoriálico ligado a los apotecios; test químicos: Pd+ amarillo y KC+ rojo o rosa en el disco de los apotecios; K+ amarillo y Pd+ naranja en la médula.
 - II. Con los ácidos úsnico, escumático y \pm ácido alectoriálico ligado a los apotecios; test químicos: Pd+ amarillo y KC+ rojo o rosa en el disco de los apotecios; K– y Pd– en la médula.
- El quimiótupo I es el más abundante (97% de los ejemplares analizados), mientras que el quimiótupo II es muy minoritario (3% de los ejemplares analizados). No observamos diferencias morfológicas o ecológicas entre ambos quimiótupos.

Clerc (2007) describió sobre material de Norteamérica un tercer quimiótupo, con ácidos salacínico y \pm norestíctico, aunque no aclara si este quimiótupo pertenece realmente a *Usnea florida* s. str.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie de regiones templadas, ha sido recolectada en Europa, Taiwán y México (Clerc 2007). En Europa es una especie ampliamente repartida, donde puede ser localmente frecuente (Clerc 2011b). En la Península Ibérica muestra una distribución suboceánica, frecuente especialmente en bosques de caducifolios del cuadrante noroccidental, en localidades con elevada humedad atmosférica. También crece sobre diversas especies del género *Pinus* y muy ocasionalmente sobre madera o roca. **Esp.:** Lu, Na, O, Or, Po, S, Sa. **Port.:** Mi, TM.

OBSERVACIONES.— Entre las especies fértiles de *Usnea* de la Península Ibérica, *Usnea florida* es sin duda la más abundante. Se distingue de *Usnea intermedia*, también fértil, por su talo erecto, su base negra y una médula más delgada y compacta. Además, *Usnea intermedia* aparece fundamentalmente en los grandes sistemas montañosos ibéricos, mientras que *Usnea florida* tiene una distribución suboceánica y hacia el cuadrante noroccidental. Por otro lado, *Usnea erinacea*, otra de las especies con las que puede confundirse, presenta una coloración rojiza, al menos en las partes basales, y acumula diferentes metabolitos secundarios. *Usnea*

cristatula en cambio, tiene un hábito subpéndulo a péndulo, una base clara, una pigmentación rosada o crema hacia al eje central y además presenta ácido difractáico como sustancia medular.

Usnea florida es considerado el par fértil de *U. subfloridana* (Clerc 1984a), de la cual se diferencia únicamente por la estrategia reproductiva, no siendo raro que ambos taxones crezcan entremezclados. Aunque en nuestros análisis filogenéticos, y en la bibliografía (Articus *et al.* 2002), se demuestra que los especímenes de ambos taxones (fértils y estériles) forman un grupo monofiléticos, por el momento los mantenemos separados (Ver capítulos sobre distribución y sobre filogenia), dada la información que nos procura sus diferencias en distribución, al menos en la Península Ibérica (Ver mapas de distribución). *Usnea florida* tiene una distribución suboceánica mucho más restringida, crece particularmente en bosques de caducifolios con elevada humedad atmosférica. Por el contrario, *Usnea subfloridana* es mucho más amplia, crece sobre diferentes forófitos, planifolios y aciculifolios, en bosques continentales y secos.

15. *Usnea fulvoreagens* (Räsänen) Räsänen, Lich. Fenn. Exs. Schedae 5 no. 13 (1935)

≡ *Usnea glabrescens* var. *fulvoreagens* Räsänen, Ann. Acad. Sci. Fenn. A 34(4): 20 (1931) [basónimo]
[propuesto como nom. cons., cf. Halonen & Ahti (2002: 183)]

TIPO [?] (cf. Tavares 2002; Halonen & Ahti 2002: 183): [Russia, Karelian Republic] Karelia Ladogensis, Kurkijoki, Lapinlahti, 22–VIII–1923, V. Räsänen (H—typ. cons. propuesto, thallus A !).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 14; Stenroos *et al.* (2011: 478, Fig. superior); Randlane *et al.* (2009: 436, Fig. inferior); Tõrra & Randlane (2007: 422, Fig. 3E); Halonen *et al.* (1999: 242 y 243, Figs. 2 y 3).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto, compacto, pequeño, de 3–5(–7) cm de longitud. **Base** negra, corta, de 1.5–3 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, con fisuras anulares rodeadas de gruesos anillos blancos de material medular evertido, delgadas, inferiores a 1 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas** y **fisuras transversales** ausentes. **Papilas** raras y poco destacadas o numerosas y verrugosas, repartidas irregularmente, sobre las ramas principales. **Tubérculos** raros o ausentes. **Fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras o numerosas, sobre las ramas principales, repartidas de forma ± regular, finas y ± largas, de 2–4(–10) mm de longitud. **Soralios** orbiculares o irregulares, no confluentes y ± repartidos, profundamente excavados, llegando a alcanzar el eje central, grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, se desarrollan a partir del córtex haciendo que se vaya desprendiendo el córtex adyacente. **Isidiomorfos** ausentes.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante o mate, grueso (10–13%). **Médula** homogénea, blanca, densa o compacta, delgada (12–26%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso (30–50%). **Relación A/M** = 1.2–4.

QUÍMICA.— Se trata de una especie químicamente variable, en la Península Ibérica se han reconocido 3 quimiótipes distintos.

- I. Con los ácidos úsnico, norestíctico, \pm estíctico, \pm sustancias del complejo del ácido estíctico, \pm difractáico; test químicos: K+ amarillo pálido, naranja rojizo o naranja pálido y Pd+ amarillo intenso o naranja intenso en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, norestíctico y escumático; test químicos: K+ rojo y Pd+ naranja en la médula.
- III. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula.

El quimiótipo I es el más abundante en Europa (James *et al.* 2009) y en la Península Ibérica (96% de los ejemplares analizados). Se ha reconocido la presencia del ácido protocetrárico como sustancia accesoria en este quimiótipo (Halonen *et al.* 1999), aunque no en los ejemplares ibéricos. El quimiótipo II es raro y exclusivo de la Península Ibérica (Fos & Clerc 2000), lo detectamos en el 3% de los ejemplares analizados. El quimiótipo III también es raro, lo detectamos en el 1% de los ejemplares analizados.

Otro quimiótipo de interés, ausente en la Península Ibérica y con los ácidos úsnico, salacínico y norestíctico, más diversas sustancias accesorias, ha sido descrito de la Península Escandinava (Halonen *et al.* 1999). Pese a la gran variabilidad química de esta especie, el ácido norestíctico puede ser usado como carácter diagnóstico.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Ampliamente extendida por zonas templadas y boreales de Europa, Norteamérica y este de Asia (Ohmura 2012; Clerc 2007). En la Península Ibérica tiende a una distribución suboceánica, con su óptimo situado en Galicia y norte de Portugal, muy rara en el centro peninsular. Especie corticícola que crece sobre multitud de forófitos, tanto planifolios como aciculifolios. **Esp.:** Ba, C, Cs, Cu, H, J, Lu, Na, Or, Po, S, Sa, To. **Port.:** BAI, BL, Mi.

OBSERVACIONES.— Especie polimorfa, caracterizada por su ramificación dicótoma e isotómica, por sus ramas no constreñidas en los puntos de inserción, por sus soralias profundamente excavados que llegan a alcanzar el eje central, por la ausencia de isidiomorfos y la presencia de ácido norestíctico como sustancia medular. *Usnea lapponica* es otra especie que presenta ramas laterales no constreñidas en los puntos de inserción y soralias profundamente excavados sin isidiomorfos, sin embargo su ramificación es dicótoma y anisotómica, tiene un córtex más delgado, una médula más gruesa y una composición en metabolitos secundarios distinta.

Usnea fulvoreagens es una especie muy próxima a *U. glabrescens*, caracterizada por sus soralias profundamente excavados, y a la que algunos autores (Clerc 2011b) han sinonimizado, considerándola como un morfotipo o una variedad de ésta. Sin embargo estudios filogenéticos apoyan su diferenciación (Truong *et al.* 2013b; Ver también el capítulo sobre filogenia). El material ibérico estudiado nos permite distinguir las dos especies con relativa facilidad. Mientras que *Usnea fulvoreagens* desarrolla unos soralias excavados, que a menudo alcanzan el eje central, favoreciendo en su desarrollo el desprendimiento del córtex adyacente y nunca produce ácido psorómico, en *U. glabrescens* los soralias son discretos, redondeados, planos o ligeramente excavados, pero sin alcanzar nunca el eje central y a menudo contiene ácido psorómico como sustancia medular. Ambos taxones presentan patrones de distribución distintos, mientras que *U. fulvoreagens* tiene una distribución suboceánica, *U. glabrescens* tiene una distribución continental.

16. *Usnea glabrata* (Ach.) Vain., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A 6(7): 7 (1915)

≡ *Usnea plicata* var. *glabrata* Ach., Lichenogr. Universalis: 624 (1810) [basónimo]

TIPO (cf. Myllys 1994: 126): Switzerland (Helvetia), *Schleicher* 318 (H-ACH 1854A—holotipo).

= *Usnea florida* var. *sorediifera* (Arnold) Hue, Bull. Acad. Int. Géogr. Bot. Sér. 3, 9(133): 253 (1900)

= *Usnea hirta* var. *sorediifera* (Arnold) Jatta, Fl. Ital. Crypt., Lich. Fasc. 2: 145 (1909)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 15; Ohmura (2012: 112, Fig. 15); Stenroos *et al.* (2011: 471, Fig. inferior); Clerc (2011b: 169, Fig. superior izquierda); Randlane *et al.* (2009: 430, Fig. central); Tõrra & Randlane (2007: 420, Fig. 1A); Brodo *et al.* (2001: 719, Fig. derecha); Herrera-Campos *et al.* (2001: 244 y 247, Figs. 11 y 13i); Halonen *et al.* (1999: 244, Fig. 4).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto, pequeño, de 1.5–5 cm de longitud. **Base** clara, ocasionalmente pardo clara o amarillenta, raro oscura, muy corta, de 0.3–1 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente. **Ramas principales** ± hinchadas y fusiformes, de 0.4–1 mm de diámetro. **Ramas secundarias** constreñidas en los puntos de inserción, con artejos ± hinchados o irregulares, ápices a menudo gruesos y recurvados. **Fovéolas**, **fisuras transversales** y **depresiones** relativamente frecuentes. **Papilas** ausentes o raras, poco aparentes. **Tubérculos** y **fibérculos** ausentes. **Fibrillas** cortas, de aspecto espinuloso, raras o frecuentes, irregularmente repartidas a lo largo de todo el talo, de 1–2 mm de longitud. **Soralios** que surgen de córtex, irregulares, planos y superficiales o excavados, llegan a alcanzar el eje central, a menudo confluentes, sin margen cortical, anchos, superiores a la mitad del diámetro de la rama, situados sobre ramas laterales, terminales y las fibrillas, llegando a cubrir la totalidad de sus ápices. **Isidiomorfos** ausentes.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, de superficie lisa y brillante, delgado (4–8%). **Médula** homogénea, muy laxa, sin pigmentar, gruesa (24–32%). **Eje central** blanco, delgado (23–38%). **Relación A/M** = 0.75–1.5.

QUÍMICA.— Se han detectado dos quimiótipos en la Península Ibérica.

- I. Con los ácidos úsnico, protocetrárico, fumarprotocetrárico, ± confumarprotocetrárico y ± convirésico; test químicos: K–o K+ parduzco y Pd+ rojo anaranjado en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, salacínico y norestictico como mayoritarios y protocetrárico y consalacínico como sustancias accesorias; test químicos: K+ amarillo a rojo con cristales y Pd+ amarillo en la médula.

El quimiótipo I es el mayoritario, detectado en el 99% de los ejemplares analizados. El quimiótipo II, que también ha sido citado en La Península Escandinava (Clerc 1987b) y Asia (Ohmura 2001), es extremadamente raro en la Península Ibérica y ha sido detectado en un único ejemplar de Huelva.

Hay un tercer quimiótipo reconocido en Norteamérica y la Península Escandinava que carece de sustancias medulares (Brodo *et al.* 2001; Clerc 1987b) y que no ha sido hallado en la Península Ibérica.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie circumpolar, con tendencias continentales (Halonen *et al.* 1998), de regiones boreales, templadas y mediterráneas del hemisferio norte, Asia,

Norteamérica y Macaronesia (Clerc 2011b). En la Península Ibérica es muy frecuente, desde 500 m de altitud hasta el límite de los árboles, aunque es más abundante en zonas continentales del interior, en altitudes por encima de los 750 m. *Usnea glabrata* es una especie corticícola que soporta mejor que otras especies de *Usnea* largos períodos sin humedad atmosférica, por lo que suele aparecer frecuentemente en bosques abiertos y secos, como encinares, pinares y quejigares, aunque también la recolectamos en robledales de *Quercus pyrenaica*, algo más húmedos; ocasionalmente puede crecer sobre madera. **Esp.:** A, Ab, Áv, Cc, Cs, Cu, Gu, H, J, L, Lu, M, Mu, P, Sa, Te, Za.

OBSERVACIONES.— Esta especie se caracteriza por sus ramas hinchadas y constreñidas en el punto de inserción, soralios grandes, que pueden estar profundamente excavados y que nunca producen isidiomorfos y por la presencia de ácido protocetrárico como sustancia medular. Pude confundirse con *Usnea esperantiana*, otra especie erecta, que tampoco produce isidiomorfos y tiene las ramas hinchadas y constreñidas, sin embargo ésta última tiene un eje central normalmente pigmentado de rosado o anaranjado, sus soralios son más superficiales y producen los ácidos salacínico y bourgeánico como sustancias medulares. *Usnea glabrata* tiene el mismo tipo de soralios que *Usnea lapponica*, pero no está relacionada con esta especie. Las ramas de esta última no están constreñidas en los puntos de inserción, la médula es más delgada y nunca produce ácido protocetrárico como sustancia medular.

17. *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. ex Räsänen, Luonnon Ystävä 23: 9 (1919)

≡ *Usnea barbata* var. *glabrescens* Nyl. ex Vain., Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 2: 46 (1878) [basónimo]
TIPO (cf. Halonen *et al.* 1999: 245): Russia, Leningrad Region, Karelia australis, Vyborg (Viipuri), Vysotsk (Uuras), 1875, *Vainio* (TUR-V 708—holotipo).

= *Usnea extensa* Vain. in Ahlqu., Kolemman. Tutkim. Länsi-Siperiassa 4: 68 (1928)

= *Usnea laricina* Vain. ex Räsänen, Suom. Tiedesakad., Toime A 31(4): 17 (1931)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 16; Wirth & Kirschbaum (2014: 151, Fig. inferior); Stenroos *et al.* (2011: 479); Lukác (2010: 21, Fig. 2); Randlane *et al.* (2009: 435, Fig. inferior); Törra & Randlane (2007: 422, Fig. 3C); Halonen *et al.* (1999: 246, Fig. 5); Clerc (1987a: 101, Fig. 1H).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 5–10 cm de longitud. **Base** clara o raro negra, ancha, con fisuras anulares donde la médula está evertida, de 2.5–7 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, de 0.7–1.2 cm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Papilas** raras y poco evidentes o numerosas y verrugosas. **Tubérculos** raros o abundantes, irregularmente ordenados. **Fibérculos** ausentes o numerosos, irregularmente ordenados. **Fibrillas** de escasas a numerosas, delgadas, cortas (1–2 mm) o largas (3–7 mm), irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llega a tomar un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”). **Soralios** orbiculares, bien delimitados, planos o ligeramente excavados, pero no alcanzan el eje central, sobre ramas secundarias y terminales, grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, surgen del córtex o de los ápices de los tubérculos. **Isidiomorfos** ausentes o raros, sobre soralios jóvenes, cortos, de 0.05–0.1 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, mate, grueso (8–13%). **Médula** homogénea, densa o compacta, blanca, delgada (15–23%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso (31–52%). **Relación A/M** = 1.4–4.

QUÍMICA.— Hemos detectado cinco quimiótupos en el material de *Usnea glabrescens* de la Península Ibérica.

- I. Con los ácidos úsnico, psorómico, \pm conpsorómico, \pm barbático y \pm difractáico; test químicos: K+ amarillo y Pd+ amarillo sucio en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, norestíctico, diversas sustancias del complejo del ácido estíctico y \pm barbático; test químicos: K+ amarillo o naranja pálido y Pd+ amarillo o naranja en la médula.
- III. Con los ácidos úsnico, salacínico y norestíctico; test químicos: K+ rojo y Pd+ amarillo o naranja en la médula.
- IV. Con los ácidos úsnico, norestíctico y escumático; test químicos: K+ rojo y Pd+ naranja en la médula.
- V. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula. Quimiótupo minoritario, detectado en un 3% de los ejemplares analizados.

El quimiótupo I es el mayoritario en la Península Ibérica, detectado en un 59% de los ejemplares analizados, y raro en el resto de Europa (Clerc 1992). El quimiótupo II es frecuente, detectado en un 34% de los ejemplares analizados, y raro en el resto de Europa (Halonen *et al.* 1999). El quimiótupo III se ha detectado en un único ejemplar procedente de Guadalajara, en el resto de Europa este quimiótupo es mucho más frecuente (Halonen *et al.* 1999). El quimiótupo IV, detectado en un único ejemplar procedente de Madrid, es reconocido por primera vez para la Península Ibérica. El quimiótupo V es minoritario, detectado en un 3% de los ejemplares analizados, también ha sido reconocido como raro en el este de la Península Escandinava (Halonen *et al.* 1999).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie frecuente en regiones templadas y boreales de Europa, Norteamérica y este de Asia, más común en áreas interiores que en las zonas costeras (Clerc 2011b). En la Península Ibérica se reconoce principalmente de zonas continentales del interior, por encima de los 700 m de altitud, sobre cortezas de diversas especies de forófitos, tanto planifolios como aciculifolios y arbustos. **Esp.:** Áv, Gr, Gu, L, Le, Lu, M, Ma, Or, P, Sa, Sg, T, Te, To, V, Za. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— Esta especie, muy polimórfica, se caracteriza por su ramificación dicótoma, isotómica, con ramas no hinchadas, provistas de papilas, soraliros redondeados, planos o ligeramente excavados y por tener los ácidos norestíctico o psorómico como sustancias medulares. *Usnea wasmuthii* y *U. glabrescens* pueden confundirse, ya que producen isidiomorfos en los soraliros jóvenes, sin embargo la forma de los soraliros es diferente, siendo redondeados en *U. glabrescens* y elípticos en *U. wasmuthii*. Además, *Usnea wasmuthii* acumula los ácidos salacínico, barbático o tamnólico. *Usnea substerilis*, otro taxón con el que *U. glabrescens* puede confundirse, desarrolla una ramificación dicótoma y anisotómica, soraliros superficiales o ligeramente tuberculados y una médula más delgada. Para ver las diferencias con otras especies ver *Usnea fulvoreagens*.

18. *Usnea hirta* (L.) F.H. Wigg., Prim. Fl. Holsat.: 91 (1780) nom. cons.

≡ *Lichen hirtus* L., Sp. Pl. 2: 1155 (1753) [basónimo] ≡ *Usnea hirta* subsp. *typica* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 89 (1936) nom. illeg. ≡ *Usnea florida* var. *hirta* (L.) Ach., *Methodus Sectio Post.*: 309 (1803) ≡ *Usnea barbata* var. *hirta* (L.) Fr., *Lichenogr. Eur. Reform.*: 18 (1831)

TIPO (cf. Jørgensen *et al.* 1994: 320–322, 377; Clerc 1997: 210): Suecia, Fries, Lich. Suec. Exs. no. 150 (UPS—holotipo, typ. cons.).

= *Usnea ceratina* f. *villosa* (Ach.) Harm., Lich. France 3: 379 (1907)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 17; Wirth & Kirschbaum (2014: 65, Fig. superior); Wirth *et al.* (2013: 1137); Dobson (2011: 453, Fig. superior); Clerc (2011b: 169, Fig. inferior izquierda); Stenroos *et al.* (2011: 480); Randlane *et al.* (2009: 430, Fig. inferior); Wirth *et al.* (2004: 37); Brodo *et al.* (2001: 720, Fig. 887); Halonen *et al.* (1998: 39, Fig. 9); Moberg & Holmåsén (1992: 107, Fig. inferior).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o raro subpéndulo, pequeño, de 3–5(–10) cm de longitud. **Base** clara o concolora con las ramas principales, muy corta, de 1–3 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente. **Ramas principales** hinchadas, irregulares, articuladas. **Ramas secundarias y laterales** no constreñidas en el punto de inserción, con fisuras anulares que delimitan artejos ± cilíndricos o angulosos, hinchados. **Fovéolas, depresiones y fisuras transversales** frecuentes. **Papilas y tubérculos** ausentes. **Fibérculos** esporádicos o numerosos, planos, con aspecto de pseudocifelas. **Fibrillas** raras o numerosas, irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llega a tomar un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”), cuando llegan a cubrir densamente las ramas también presentan aspecto espinuloso, cortas, de 0.5–2 mm de largo, se desprenden fácilmente dejando una cicatriz. **Soralios** punctiformes, planos o ligeramente convexos, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, que surgen del córtex o de las cicatrices dejadas por las fibrillas al desprenderse, pueden llegar a ser muy numerosos y cubrir densamente las ramas. **Isidiomorfos e isidiofibrillas** muy frecuentes, sobre los soralios y en el córtex, grandes, entre 0.1–0.5 mm de longitud, llegan a cubrir densamente las ramas dándoles también una apariencia espinosa, se desprenden fácilmente, cuando esto ocurre en los soralios quedan vacíos y con aspecto de pseudocifelas, como manchas blanquecinas en las ramas.

Apotecios muy raros, subterminales o terminales, de hasta 2 mm de diámetro. **Picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, liso, mate o brillante, delgado (4–9%). **Médula** blanca, heterogénea, con dos estratos, uno estrecho, compacto y próximo al córtex, y el otro interno, laxo o denso, moderadamente gruesa (21–32%). **Eje central** blanco, moderadamente delgado o delgado (25–40%). **Relación A/M** = 0.8–1.6, normalmente inferior a 1.4.

QUÍMICA.— Reconocemos dos quimiótipos para esta especie en la Península Ibérica.

- I. Con el ácido úsnico y diversos ácidos grasos del complejo del murólico, ocasionalmente con ácido norestíctico como sustancia accesorio; test químicos: K– o K+ amarillo a rojo y Pd– o Pd+ amarillo en la médula.
- II. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula.

El quimiótipo I es el más frecuente. La presencia de ácido norestíctico en los ejemplares del quimiótipo I es muy esporádica, apareciendo en un 4% de los ejemplares analizados. El

quimiótipo II es raro, apenas el 1% de los ejemplares analizados. Es posible que esta ausencia de metabolitos secundarios se deba a la dificultad para detectar ácidos grasos por medio de TLC, especialmente cuando se encuentran en baja concentración.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Cosmopolita, ha sido citada en todos los continentes, pero es más frecuente en zonas interiores, con tendencias continentales (Clerc 1997). Es más tolerante a la contaminación atmosférica que otras especies del género y crece preferiblemente sobre cortezas ácidas y sobre madera (Clerc 2011b). En la Península Ibérica, la recolectamos fundamentalmente en áreas del interior, con un clima más continental, siendo la especie más frecuente en los pinares de la mitad norte peninsular. Se presenta en un amplio rango de altitudes, desde prácticamente el nivel del mar hasta el límite de los árboles. Es fundamentalmente corticícola, con una clara preferencia por cortezas ácidas principalmente del género *Pinus*. En ocasiones la herborizamos sobre, especies de *Cystus*, *Erica* o *Lavandula*, sobre especies de *Quercus*, en particular *Q. ilex*, o sobre madera. **Esp.:** A, Ab, Áv, B, Bu, Cs, Cu, Gu, H, L, Le, Lu, M, Mu, O, Or, P, Po, Sa, Sg, So, Te, V, Va, Za. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— La base pálida, las ramas lisas e irregulares, hinchadas y con fovéolas, las ramas secundarias no constreñidas en los puntos de inserción y los numerosos soraliós punctiformes cubiertos de isidiomorfos e isidiofibrillas, son caracteres distintivos de esta especie. Los isidiomorfos pueden desprenderse fácilmente, por lo que en ocasiones están prácticamente ausentes. *Usnea hirta* y *U. mutabilis* son las únicas especies reconocidas de la Península Ibérica que producen, en la médula, sustancias del complejo del ácido murólico. *Usnea mutabilis* se distingue de *U. hirta* por su médula pigmentada de rojo y por su distribución oceánica, más restringida, siendo *Usnea hirta* mucho más continental.

19. *Usnea intermedia* (A. Massal.) Jatta, Fl. Ital. Crypt., Lich. Fasc. 2: 145 (1909)

≡ *Usnea barbata* var. *intermedia* A. Massal., Sched. Crit. Fasc. 3: 62 (1856) [basónimo]

TIPO [?]: Italia, in Monte Baldo Italiae, *Massalonga* (W ?).

= *Usnea faginea* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 172 (1936)

= *Usnea glauca* var. *pseudoflorida* (Motyka) Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 170 (1936)

= *Usnea protea* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 232 (1936)

= *Usnea rigida* Motyka non Vain., *Usnea Pars Systematica* 1: 177 (1936) nom. illeg.

= *Usnea smaragdina* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 161 (1936)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 18; Randlane *et al.* (2009: 425, Fig. superior); Brodo *et al.* (2001: 713, Fig. derecha, sub *Usnea arizonica* Motyka); Halonen *et al.* (1998: 38, Fig. 2, sub *Usnea rigida*).

Talo epifítico, fruticuloso, péndulo o subpéndulo, de 10–25 cm de longitud, en situaciones óptimas puede alcanzar los 50 cm de longitud. **Base** clara, pardo anaranjada, ocre o concolora con las ramas principales, raramente ennegrecida, ancha, disco de fijación simple o múltiple, de 0.3–0.5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica o isotómica en las partes más distales, paralela, no divergente. **Ramas principales** hinchadas, de sección irregular, gruesas, de 1–1.5 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** frecuentes. Fisuras anulares raras o frecuentes, en ocasiones forman constricciones que separan artejos ± cilíndricos o hinchados. **Papilas** verrugosas, raras

o numerosas, sobre las ramas principales y secundarias. **Tubérculos** raros o numerosos, de contorno irregular, ápices erosionados y blanquecinos, \pm grandes y conspicuos, sobre las ramas terminales. **Fibérculos** raros o numerosos. **Fibrillas** infrecuentes o abundantes, especialmente en las partes basales, de aspecto espinuloso, irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llega a tomar un aspecto similar al de una espiga ("fishbone"), cortas, de 2–3 mm de longitud. **Soralios** e **isidiomorfos** ausentes.

Apotecios numerosos, terminales, subterminales o laterales, de 3–15 mm de diámetro. Cuando los talos son jóvenes, los apotecios se encuentran en estado de primordio, tienen aspecto de nódulos y se desarrollan sobre las ramas terminales. **Picnidios** no observados en el material estudiado.

ANATOMÍA.— **Córtex** mate o ligeramente brillante, delgado (6–8%). **Médula** homogénea, blanca, laxa o algodonosa, moderadamente gruesa (19–32%). **Eje central** blanco, moderadamente delgado (21–40%). **Relación A/M** = 0.6–2, habitualmente inferior a 1.4.

QUÍMICA.— En la Península ibérica se han reconocido 3 quimiótipos.

- I. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y P– en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, salacínico y \pm consalacínico; test químicos: K+ amarillo a rojo y P+ amarillo anaranjado en la médula.
- III. Con los ácidos úsnico, psorómico y compsorómico; test químicos: K+ amarillo y Pd+ amarillo sucio en la médula.

El quimiótipo I es el más frecuente, en un 75% de los ejemplares analizados, el quimiótipo II es más raro, se reconoce en un 17% de los ejemplares analizados. El quimiótipo III se describe aquí como nuevo para la especie y se ha detectado en un 8% de los ejemplares analizados.

Hay un cuarto quimiótipo descrito para Norteamérica y ausente en Europa (Halonen *et al.* 1998, sub *Usnea rigida*), que acumula los ácidos úsnico y protocetrárico; test químicos: K– y Pd+ naranja en la médula.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Ha sido reconocida en Europa y Oeste de Norteamérica, de zonas montañosas aunque con tendencias continentales (Halonen *et al.* 1998, sub *Usnea rigida*). En la Península Ibérica la herborizamos fundamentalmente en los Pirineos, siendo rara en el Sistema Central, siempre por encima de los 1000 m de altitud, en lugares con elevada humedad atmosférica. Especie cortícola, crece sobre diversos forófitos, tanto caducifolios (*Quercus*) como aciculifolios (*Abies alba*, *Pinus sylvestris*). **Esp.**: Ge, Hu, L, M, Na.

OBSERVACIONES.— Se trata de una especie siempre fértil, péndula o subpéndula, que cuando joven o inmadura puede confundirse con *Usnea florida*, de la cual se diferencia por su patrón de ramificación dicótomo y anisotómico, por sus ramas hinchadas y foveoladas, por su distinta composición en metabolitos secundarios y diferente CMA. *Usnea intermedia* está relacionada con *Usnea barbata*, *U. lapponica* y *U. substerilis*, las cuales forman un grupo caracterizado por desarrollar talos con ramificación dicótoma y anisotómica, con ramas habitualmente hinchadas, provistas de foveolas y depresiones. Dentro de este grupo *Usnea intermedia* es la única especie fértil (Halonen *et al.* 1999). Ver también las observaciones en *Usnea barbata*.

20. *Usnea lapponica* Vain., Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 48: 173 (1925) [1922]

TIPO (cf. Clerc 1987b: 494): Russia, Murmansk Region, Lapponia Imandrae, Lovozero (Lowosersk), ad ramulos Piceae, 25-V-1887, A. Osw. Kihlman (H—lectotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 19; Stenroos *et al.* (2011: 481); Clerc (2011b: 169, Fig. inferior derecha); Randlane *et al.* (2009: 436, Fig. central); Brodo *et al.* (2001: 721, Fig. 888); Halonen *et al.* (1999: 249, Fig. 6); Halonen *et al.* (1998: 39, Fig. 10); Clerc (1987a: 101, Fig. 11).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 4–10(–15) cm de longitud. **Base** clara u obscurecida, de 1–5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas o irregulares, ligeramente hinchadas, de 0.5–1.4 mm de diámetro. **Ramas secundarias y laterales** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** normalmente frecuentes. **Papilas** numerosas, de verrugosas a cilíndricas, sobre las ramas principales. **Tubérculos y fibérculos** raros o ausentes. **Fibrillas** raras o muy abundantes, cortas, inferiores a 3 mm de longitud, \pm irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llegan a tomar un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”). **Soralios** profundamente excavados, irregulares, \pm esparcidos y normalmente no confluentes, a menudo alcanzan el eje central cubriendo la totalidad de la rama y desprendiendo el córtex adyacente, grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, se desarrollan a partir del córtex. **Isidiomorfos** ausentes.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, mate, delgado o moderadamente grueso (5–10%). **Médula** homogénea, blanca, laxa o densa, moderadamente gruesa (18–30%). **Eje central** blanco, delgado o moderadamente grueso (25–47%). **Relación A/M** = 0.9–2.5.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado se reconocen cuatro quimiótipos.

- I. Con los ácidos úsnico, psorómico, \pm compsorómico, \pm barbático y \pm atranorina; test químicos: K⁺ amarillo y Pd⁺ amarillo intenso en la médula. Este es el quimiótipo mayoritario, aparece en un 54% de los ejemplares analizados, de los cuales sólo uno presentaba ácido barbático como sustancia accesoria. En el resto de Europa se encuentra como quimiótipo minoritario (Halonen *et al.* 1999).
- II. Con los ácidos úsnico, salacínico, \pm barbático y \pm caperático; test químicos: K⁺ amarillo a rojo-anaranjado y Pd⁺ amarillo anaranjado en la médula. Quimiótipo muy frecuente, que ha sido detectado en un 40% de los ejemplares analizados.
- III. Con el ácido úsnico; test químicos: C[–], KC[–], K[–] y Pd[–] en la médula. Se trata de un quimiótipo minoritario, detectado en el 6% de los ejemplares analizados.
- IV. Con los ácidos úsnico y caperático; test químicos: K[–] y Pd[–] en la médula. Quimiótipo muy raro, hallado en un único ejemplar.

El quimiótipo I, mayoritario en la Península Ibérica, es minoritario en el resto de Europa (Halonen *et al.* 1999). Se reconoce la presencia de ácido protocetrárico como sustancia accesoria (Halonen *et al.* 1999), que no ha sido detectado en los ejemplares ibéricos.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie del hemisferio norte, circumpolar, reconocida en bosques boreales y templados con influencia continental. Ha sido herborizada en Eurasia y Norteamérica (Clerc 2007; Halonen *et al.* 1999). En la Península Ibérica crece por encima de los

700 m de altitud, en áreas continentales del interior, especialmente en el Sistema Central. Especie corticícola, que ha sido recolectada frecuentemente sobre coníferas, aunque también aparece sobre diversas especies de planifolios. **And. Esp.:** Áv, Cc, CR, Cs, Ge, Gr, Gu, Hu, J, L, Le, Lu, M, Na, Or, P, S, Sa, Sg, Te, V, Z, Za.

OBSERVACIONES.— Esta especie está muy relacionada con *Usnea substerilis*, que desarrolla soralios superficiales, tuberculados o ligeramente excavados, con o sin isidiomorfos y tiene un tamaño menor y es más compacta. Ver los comentarios en *Usnea barbata* y *Usnea fulvoreagens*.

21. *Usnea longissima* Ach., Lichenogr. Universalis: 626 (1810) [basónimo]

≡ *Dolichousnea longissima* (Ach.) Articus, Taxon 53(4): 932 (2004)

TIPO (cf. Clerc 2011b: 122): [Germany, Lausitz Region] Lusatia, *Mosig* 14-I (H-ACH 1893—holotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 20; Wirth *et al.* (2013: 1138); Stenroos *et al.* (2011: 482); Clerc (2011b: 170, Fig. superior izquierda); Randlane *et al.* (2009: 425, Fig. central); Brodo *et al.* (2001: 722, Fig. 889); Halonen *et al.* (1998: 38, Fig. 4); Moberg & Holmåsén (1992: 108).

Talo epifítico, fruticuloso, péndulo, muy largo, de hasta 3 metros de longitud. **Base** ausente, cuando el talo se fragmenta y cae sobre las ramas del forófito, o estrecha, pálida o pardo oscura, difícil de localizar. **Ramificaciones** dicótomo, isotómicas, paralelas, de aspecto filamentosas, escasas y dispersas. **Ramas principales** cilíndricas, tienden a decortarse rápidamente, dejando expuesta la médula, lo que le da un aspecto áspero y anguloso, de 4–5 mm de diámetro. **Ramas secundarias** relativamente frecuentes, no constreñidas en el punto de inserción, decorticadas, finas y semejantes a fibrillas. **Fisuras** anulares numerosas, se desarrollan antes de que el talo pierda el córtex. **Papilas** raras o ausentes, verrugosas. **Tubérculos** y **fibérculos** ausentes. **Fibrillas** numerosas, corticadas, surgen perpendicularmente de las ramas, largas, de 2–5 cm de longitud, debido a su tamaño pueden confundirse con las ramas secundarias. **Soralios** punctiformes, ± estipitados, convexos, surgen del córtex y del ápice de las fibrillas, diámetro de menos de la mitad del tamaño de la rama. **Isidiomorfos** raros o ausentes, se desarrollan sobre las fibrillas, muy cortos, de 0,25 mm de longitud.

Apotecios y **picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** ausente en la mayor parte de las ramas principales, delgado (6–11%). **Médula** compacta y blanquecina, expuesta en las ramas principales, delgada (12–30%). **Eje central** aplanado o ± anguloso, originalmente blanco o crema en las ramas decorticadas, presenta una característica reacción I+ azul, grueso (27–50%). **Relación A/M** = 1–4.

QUÍMICA.— En el material ibérico se han detectado los ácidos úsnico, difractáico y evérnico; test químicos: K– y Pd– en la médula, I+ azul en el eje central.

En otras regiones del globo, se han descrito diferentes quimiótipos, en los que el ácido úsnico se combina con diferentes dépsidos, *e. g.* los ácidos evérnico, difractáico, barbático y/o escumático (Halonen *et al.* 1998). También ha sido referido el ácido lecanórico como sustancia accesoria en el material procedente del este de Asia (Ohmura 2001, 2012). Asahina (1956), describió seis subespecies en *Usnea longissima*, en base a los diferentes metabolitos

secundarios que acumulan. Entre ellas *Usnea longissima* subsp. *sensibilis* Asahina, con el ácido salacínico, y *U. longissima* subsp. *persensibilis* Asahina, con el ácido protocetrárico, que también han sido citadas como quimiótipos de *U. longissima* en Canadá (Halonen *et al.* 1998), deben presumiblemente considerarse sinónimos de *U. trichodeoides* Vain. (cf. Ohmura 2001).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie del hemisferio norte, circumpolar, sus poblaciones han ido decreciendo o desapareciendo, extinguiéndose en numerosas zonas (Clerc 2011b). En la Península Ibérica es rara, las poblaciones conocidas también se han reducido drásticamente, solo la hemos herborizado en algunos enclaves resguardados y bien conservados de en la parte asturiana de la cornisa cantábrica, así como en la vertiente francesa de los Pirineos. Parece mostrar una gran preferencia por lugares protegidos contra el viento y con abundantes nieblas y humedad atmosférica (Jansson *et al.* 2009; Esseen *et al.* 1981). Corticícola, crece sobre *Fagus sylvatica*. **Esp.:** O.

OBSERVACIONES.— Esta es la única especie de las que reconocemos en la Península Ibérica que pertenece al clado *Dolichousnea*, propuesto por Ohmura (2001). Se reconoce fácilmente por su gran longitud, sus ramas principales decorticadas, sus ramas secundarias numerosas y cortas y por la reacción I+ azul en el eje central. Es interesante destacar, que se multiplica vegetativamente en especial por fragmentación del talo, lo que limita mucho su capacidad de dispersión (las porciones son grandes y pesadas) y la posibilidad de colonizar nuevas áreas (Keon & Muir 2002). En toda Europa, sus poblaciones están en declive (Keon 2002). El material más reciente que hemos tenido la oportunidad de estudiar procede del Pirineo francés y data de 1974 (BCC-Lich 3856). En la Península Ibérica, el más reciente procede de España (Asturias) y data de 1965 (MA-Lich 2965), desde entonces no se ha vuelto a recolectar.

22. *Usnea mutabilis* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 107 (1881)

TIPO (cf. Clerc 1994: 310): USA, Alabama, Cedar Villa, *Mrs Hawley* (BM—holotipo).

=*Usnea marocana* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 2: 354 (1937) ≡ *Usnea marocana* var. *marocana* [autónimo]

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 21; Randlane *et al.* (2009: 427, Fig. central); Brodo *et al.* (2001: 723, Fig. 890); Clerc (1998: 334, Fig. 16).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 3–7 cm de longitud. **Base** pálida, ocre, pardo clara o concolora con las ramas, corta y poco visible, de 1–2 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, hinchadas, de 0.5–1 mm de diámetro. **Ramas secundarias y laterales** no constreñidas en la base, raramente fusiformes, atenuadas gradualmente hacia los ápices. **Fovéolas, depresiones y fisuras transversales** presentes, especialmente cerca de la base. **Papilas y tubérculos** ausentes. **Fibérculos** presentes en las ramas principales. **Fibrillas** de aspecto ± espinuloso, sobre las ramas principales, irregularmente repartidas, en ocasiones densamente numerosas, dando al talo un aspecto espinuloso, cortas, de 1–2 mm de longitud. **Soralios** punctiformes, irregulares, planos o ligeramente convexos, ± numerosos, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, se desarrollan desde el córtex, sobre ramas terminales y en cuyo caso son planos, o a partir de los

fibérculos, en las ramas principales y siendo entonces ligeramente estipitados, a menudo se fusionan transformándose en grandes soralias que cubren toda la rama. **Isidiomorfos** e **isidiofibrillas** numerosos, se forman en los soralias, dando un aspecto espinuloso a las ramas, grandes, de 0.1–0.3 mm de largo.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, de superficie lisa, moderadamente grueso (8–11%). **Médula** heterogénea, con un estrato blanco, compacto, próximo al córtex y otro interno, con un pigmento de rosado a rojo vino, de moderadamente laxa a densa, \pm delgada (21–26%). **Eje central** blanco o rosado, delgado o grueso (28–34%). **Relación A/M** = 1–1.5.

QUÍMICA.— En la Península Ibérica es una especie químicamente uniforme, al igual que en otras regiones del planeta (Clerc 2008; Ohmura 2001). Con el ácido úsnico, eumitrina A2 y diversos ácidos grasos del complejo del ácido murólico, ocasionalmente con ácido norestíctico (1 ejemplar) como sustancia accesoria; test químicos: K– y Pd– o K+ amarillo a naranja y Pd+ amarillo en la médula.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie del hemisferio norte que aparece en regiones templadas de Japón, este y oeste de Norteamérica, suroeste de Europa y norte de África (Clerc 1994). En Europa y Norte de África aparece únicamente en la Región Mediterránea (Fos & Clerc 2000). En la Península Ibérica ha sido herborizada en bosques meso- y termomediterráneos subhúmedos, con influencia marina y abundantes nieblas. Tiene una distribución muy similar a la de *Usnea dasaea*. Especie corticícola, crece sobre especies de *Quercus*, en particular *Q. suber*, sobre *Pinus pinaster* y diversos matorrales, entre los 0 y 500 m de altitud. **Esp.:** B, Ge. **Port.:** BAI, E.

OBSERVACIONES.— *Usnea mutabilis* puede recordar morfológica y químicamente a *U. hirta*, pero la presencia del pigmento rojo en la médula no deja lugar a dudas sobre su identidad. Además, en *Usnea mutabilis* el córtex es más grueso (6–11%), su médula es densa o compacta y tiene una distribución oceánica y mediterránea, siendo *U. hirta* mucho más continental, de córtex más fino (3–7%) y médula no compacta. Junto a *Usnea hirta*, es la única especie europea que produce el complejo del ácido murólico como metabolito secundario. *Usnea subcornuta* también contiene un pigmento medular, pero aparece próximo al córtex, además sus ramas están constreñidas en el punto de inserción y presenta los ácidos estíctico, norestíctico y sustancias del complejo del ácido estíctico.

23. *Usnea praetervisa* (Asahina) P. Clerc, Biblioth. Lichenol. 88: 85 (2004)

\equiv *Usnea comosa* subsp. *praetervisa* Asahina, Lichens of Japan III. Genus *Usnea*: 95 (1956) [basónimo]
 \equiv *Usnea subfloridana* subsp. *praetervisa* (Asahina) P. Clerc in Fos & P. Clerc, The Lichenologist 32(1): 83 (2000)

TIPO: Japan, Honshu, Prov. Kai, Asahigaoka, Lakeside of Yamanaka, Nakano-mura, 30-VII-1954, S. Kurokawa 540328 (TNS—lectotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 22; Ohmura (2012: 125, Fig. 25); Randlane *et al.* (2009: 433, Fig. central); Clerc (2007: 327, Fig. 10).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 2–8 cm de longitud. **Base** pardo oscura o negra, con abundantes fisuras anulares, de 2–3.5 mm de longitud. **Ramificaciones** abundantes, dicótomas, isotómicas, divergentes. **Ramas principales** cilíndricas, de 0.75–1 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en el punto de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Tubérculos** raros, irregularmente repartidos. **Papilas** raras o numerosas, verrugosas, sobre las ramas principales. **Fibérculos** numerosos, sobre las ramas terminales, frecuentemente desarrollan soralios, se asemejan a pseudocifelas. **Fibrillas** raras o numerosas, repartidas de forma \pm regular, delgadas, cortas, < 3mm de longitud. **Soralios** numerosos, irregulares, planos o \pm estipitados, convexos, sin margen recurvado, que surgen de los fibérculos y en ocasiones de los ápices de papilas, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, suelen fusionarse aparentando un gran sorolio único que puede llegar a cubrir completamente las ramas terminales. **Isidiomorfos** numerosos, de aspecto espinuloso, se desarrollan sobre los soralios, 0.1–0.2 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** mate o ligeramente brillante, delgado o moderadamente grueso (9–11%). **Médula** homogénea, blanca, densa o compacta, \pm delgada (10–19%). **Eje central** no pigmentado, grueso (42–57%). **Relación A/M** = 2–5.7.

QUÍMICA.— Especie muy constante en su composición en metabolitos secundarios, tanto en la Península Ibérica como en el resto del mundo (Clerc 2008; Ohmura 2001). Se han detectado los ácidos úsnico, norestíctico y \pm sustancias del complejo del ácido estíctico; test químicos: K+ amarillo pálido o naranja rojizo y P+ amarillo intenso en la médula.

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN.— Especie que se conoce de Eurasia y Norteamérica (Clerc 2007). En la Península Ibérica se comporta como una especie oceánica que aparece principalmente cerca de la costa atlántica, entre los 200 y 500 m de altitud, haciéndose más rara en altitudes medias de las montañas del interior. Crece principalmente sobre especies de *Quercus* y, más rara vez, sobre *Pinus* y otros planifolios como *Castanea sativa*. **Esp.:** Áv, C, Ca, H, J, Lu, Ma, Po.

OBSERVACIONES.— Esta especie fue originalmente descrita como una subespecie, morfológicamente muy similar, de *Usnea subfloridana*. Los soralios de *Usnea subfloridana* son ligeramente estipitados, algo convexos, normalmente no confluentes y tienen los márgenes ligeramente recurvados, dando lugar a un anillo cortical que los delimita bien. *Usnea praetervisa*, por el contrario, desarrolla unos soralios \pm difusos, no estipitados o muy raramente estipitados, sin margen cortical, se producen sobre los fibérculos y son más pequeños, aunque pueden confluír tomando el aspecto de grandes soralios. La densidad de los soralios es superior en *Usnea praetervisa* que en *U. subfloridana*. Anatómicamente *Usnea subfloridana* tiene un córtex más grueso y un eje central más delgado que el de *U. praetervisa*. Químicamente se diferencian bien, ya que *Usnea praetervisa* acumula ácido norestíctico, mientras que *U. subfloridana* produce los ácidos tamnólico y/o escumático. Su distribución es similar, aunque es mucho más rara *Usnea praetervisa*, especialmente hacia el interior peninsular, más continental. A pesar de todo esto, son especies distintas. De acuerdo con nuestros resultados filogenéticos, *Usnea praetervisa* es una especie monofilética, más emparentada con *Usnea wasmuthii* que con *U. subfloridana* y *U. florida* (Ver capítulo sobre filogenia).

24. *Usnea rubicunda* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 102 (1881)

≡ *Usnea rubicunda* var. *primaria* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 2: 341 (1937) nom. illeg.

TIPO (cf. James 1979: 322): England, 27-VI-1879, *E.M. Holmes* (BM—holotipo).

= *Usnea rubiginea* auct. non (Michx.) A. Massal. nom. illeg.

= *Usnea sublurida* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 102 (1881)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 23; Dobson (2011: 453, Fig. inferior); Randlane *et al.* (2009: 432); Wirth *et al.* (2004: 38); Brodo *et al.* (2001: 723, Fig. 891).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o subpéndulo, de 4–5 (hasta 15) cm de longitud, con una característica pigmentación rojiza, más evidente en las partes más basales. **Base** rojiza, clara o concolora con el resto del talo, con fisuras anulares, de 3–4 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, isotómica en las partes más distales, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, gruesas, de 0.8–1.6 cm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Papilas** ausentes o numerosas, poco aparentes, sobre las ramas principales. **Tubérculos** ausentes o numerosos, cortos y verrugosos, en ocasiones con los ápices erosionados, sobre las ramas principales y secundarias. **Fibérculos** ausentes o numerosos. **Fibrillas** raras o numerosas, irregularmente repartidas a lo largo de todo el talo, de cortas y de aspecto espinuloso (de 1.5–3 mm de largo) a, más raramente, largas y delgadas (de 10–15 mm). **Soralios** punctiformes, irregulares, planos o ligeramente estipitados, pueden surgir del córtex (a lo largo de todo el talo), del ápice de los tubérculos (especialmente en las ramas principales) o de los fibérculos (en las ramas principales y secundarias); al fusionarse pueden llegar a cubrir por completo las ramas. **Isidiomorfos** numerosos, sobre las ramas secundarias y terminales, grandes, de 0.15–0.3 mm.

Apotecios poco frecuentes, subterminales o terminales, de hasta 0.5 cm de diámetro. **Picnidios** no observados en el material estudiado.

ANATOMÍA.— **Córtex** duro, brillante o vítreo en sección longitudinal, pigmentado de rojo, moderadamente grueso o grueso (8.5–17%). **Médula** homogénea, densa o compacta, no pigmentada, delgada o moderadamente gruesa (10–23%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso o grueso (23–49%). **Relación A/M** = 1–5.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado se reconocen tres quimiótipos.

- I. Con el ácido úsnico y sustancias del complejo del ácido estíctico; test químicos: K+ amarillo a naranja y P+ naranja intenso en la médula. Este quimiótipo es el más abundante en nuestra zona, aparece en un 95% de los ejemplares analizados.
- II. Con los ácidos úsnico, salacínico y ± norestíctico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado en la médula. Quimiótipo raro en la Península Ibérica, aparece en el 3% de los ejemplares analizados.
- III. Con los ácidos úsnico y protocetrárico; test químicos: K– y P+ amarillo anaranjado en la médula. Quimiótipo minoritario, aparece en el 2% de los ejemplares analizados. Citado en Gran Bretaña e Irlanda (Harrold 2014).

Se conoce otro quimiótipo de Sudamérica, con ácido norestítico y varios triterpenoides sin identificar (Truong *et al.* 2011).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— *Usnea rubicunda* ha sido recolectadas desde áreas templadas hasta tropicales, en situaciones con influencia suboceánica u oceánica (Truong *et al.* 2011). Se conoce de Europa, este de Asia, Oceanía, África, Norte y Sudamérica y Macaronesia (Ohmura 2001; Stevens 1999). En la Península Ibérica es una especie frecuente, fotófila e higrófila, que aparece en áreas con influencia oceánica, principalmente de la costa atlántica y por debajo de los 700 m de altitud, también la hemos recolectado en localidades diseminadas por las costas mediterránea y cantábrica, así como en algún bosque muy húmedo del interior. Especie corticícola, ocasionalmente lignícola, que crece sobre una gran variedad de forófitos, tanto planifolios como aciculifolios. **Esp.:** B, Ba, C, Ca, Ge, H, Lu, Na, O, Or, Po, Sa. **Port.:** Ag, BAI, BL, E, Mi.

OBSERVACIONES.— Esta es una de las especies de *Usnea* más sencillas de reconocer en la Península Ibérica, debido al pigmento cortical que le da al talo una coloración rojiza. Además tiene una base concolora con las ramas, las ramas secundarias no están constreñidas en el punto de inserción, desarrolla numerosos soralios punctiformes, cubiertos de isidiomorfos, y un córtex grueso. *Usnea rubicunda*, puede confundirse con talos caídos, al suelo, de otras especies de *Usnea* (diversas), que tras cierto tiempo comienzan a necrosarse, tomando una coloración rojiza. Los talos de *Usnea subcornuta* tienen una cierta tonalidad rojiza, pero sus ramas están constreñidas en los puntos de inserción y el pigmento que produce el tono rojizo no es cortical sino subcortical.

Según Truong *et al.* (2013b) y desde el punto de vista filogenético, en el llamado grupo de especies de *Usnea rubicunda*, entre las que se incluye a *U. rubicunda*, *U. rubrotincta* Stirt. y *U. erinacea*, no queda resuelto con los marcadores seleccionados, no forman un grupo monofilético, pero tampoco se puede rechazar claramente su monofilia. Además los taxones no se segregan en función de sus quimiótipes o de su distribución geográfica. También en este grupo de especies se reconoce el par de especies con reproducción sexual/asexual (Truong *et al.* 2013b), constituido por *Usnea rubicunda* y *U. erinacea*, resultan conspecíficos y representan una situación similar a la de *U. florida* y *U. subfloridana* (Articus *et al.* 2002). Para resolver el estatus de este complejo de especies, se requiere de estudios más precisos, a nivel de poblaciones (Truong *et al.* 2013b).

25. *Usnea silesiaca* Motyka, Wydaw. Muz. Slask. Katowicach Dzial III 3(2): 19 (1930)

TIPO (*cf.* Clerc 1997: 212): Poland, Silesia, Beskidy Slaskie, Grabowa, na buku [*Fagus*] w bukowym lesie, 16-VIII-1928, Motyka (LBL—holotipo).

=*Usnea madeirensis* Motyka in Tavares, Revista Biol. (Lisbon) 4: 136 (1964)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 24; Randlane *et al.* (2009: 428 y 434, Figs. centrales); Halonen *et al.* (1998: 39, Fig. 11, sub *Usnea medeirensis*); Clerc (1998: 329, Fig. 10, sub *U. madeirensis*); Clerc (1991: 430—432, Figs 1—3, sub *U. madeirensis*); Clerc (1987a: 101, Fig. 1E, sub *U. madeirensis*).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto a péndulo, de 4–8(–15) cm de longitud. **Base** negra, color que se extiende hasta las ramas más bajas, simple o múltiple (puede presentar varios discos de fijación), ancha, con numerosas fisuras anulares, de 3–6 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, con numerosas fisuras anulares especialmente hacia la base, de 0.7–1.2 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Papilas** raras o numerosas, verrugosas, irregularmente repartidas, comúnmente en las ramas principales. **Tubérculos y fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras o numerosas, irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llega a tomar un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”), delgadas, largas, de 3–6 (–10) mm de longitud. **Soralios** irregularmente orbiculares o elípticos transversalmente, bien delimitados, planos o \pm estipitados, rara vez confluentes, surgen del córtex, superiores a la mitad del diámetro de la rama, rara vez rodean la rama, en las ramas terminales se presentan muy tupidos. **Isidiomorfos** cortos, de 0.1–0.2 mm de longitud, en los soralios jóvenes, \pm ausentes en los maduros.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** mate, muy grueso (10–19%). **Médula** homogénea, muy compacta, blanca, muy delgada (7–13%). **Eje central** blanco, grueso (47–63%). **Relación A/M** = 4–8.

QUÍMICA.— *Usnea silesiaca* es químicamente uniforme en la Península Ibérica. Con los ácidos úsnico y salacínico y el consalacínico como sustancia accesoria; test químicos: K+ amarillo a rojo y P+ amarillo anaranjado en la médula. En un 10% de los ejemplares, se ha detectado una sustancia no identificada, SD1, ya reconocida en otras áreas para la especie (Clerc 1991) y que también hemos detectado en ejemplares de *Usnea wasmuthii* y *U. dasopoga*.

En Norteamérica ha sido referido el ácido protocetrárico como sustancia accesoria en *Usnea silesiaca* (Halonen *et al.* 1998), pero nosotros no lo hemos detectado en los ejemplares ibéricos.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie del hemisferio norte, que ha sido referida de Europa, Macaronesia y costas este y oeste de Norteamérica (Clerc 1991). Tiene una amplia distribución en la Península Ibérica, aparece tanto en áreas de influencia suboceánica y oceánica, como en zonas más continental del interior, desde el nivel del mar hasta los 1600 m de altitud. Sin embargo, dado su abundancia, tamaño y desarrollo, su óptimo parece encontrarse en el noroeste peninsular, por debajo de los 800 m de altitud. Parece ser que el tamaño de los talos está relacionado con unas condiciones ambientales óptimas para la especie (Clerc 1991). Especie corticícola que ha sido recolectada sobre planifolios, muy raramente sobre *Pinus* sp., aunque excepcionalmente puede comportarse como saxícola. **Esp.:** Cc, J, Lu, M, Na, O, Or, Po, S, Te. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— *Usnea silesiaca* se caracteriza por presentar un talo erecto o subpéndulo, muy ramificado, una base negro intensa (color que se extiende a las ramas basales), con numerosas interrupciones anulares, unos soralios grandes y elípticos transversalmente, isidiomorfos en los soralios jóvenes y ácido salacínico como sustancia característica. En la Región Macaronésica, donde parece encontrarse uno de sus óptimos (Clerc 1991), los

ejemplares suelen desarrollar talos péndulos y alcanzar un gran tamaño, sin embargo en Europa continental, son erectos y más pequeños.

Las especies con las que este taxón es más habitualmente confundido son *Usnea subfloridana*, *U. glabrescens* y *U. wasmuthii*. No obstante, y como caracteres diferenciales, *Usnea subfloridana* produce soralios punctiformes, con abundantes isidiomorfos, una médula más densa y acumula los ácidos tamnólico o escumático. Por otro lado, *Usnea wasmuthii* tiene una médula más densa, sus soralios son elípticos longitudinalmente y acumula ácido barbático en adición al ácido salacínico. Por último, *Usnea glabrescens* se distingue de *U. madeirensis* por su base con fisuras anulares de la médula evertida, sus soralios redondeados y bien delimitados, su gruesa médula y no compacta y por acumular el ácido norestíctico.

26. *Usnea subcornuta* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(43): 107 (1881)

TIPO (*cf.* Clerc 1987b: 489): [Portugal,] Madeira, near Funchal, *Payne* (BM—lectotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 25; Truong *et al.* (2011: 492, Fig. 6G y H); Randlane *et al.* (2009: 426, Fig. inferior).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto, pequeño, de hasta 3 cm de longitud. **Base** pálida, pardo rojiza o concolora con las ramas principales, de 1–4 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica o isotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, \pm hinchadas. **Ramas laterales** claramente constreñidas en el punto de inserción, al menos en las ramificaciones principales. **Fovéolas** y **fisuras transversales** ausentes. **Papilas** raras, verrugosas, dispersas, sobre las ramas principales. **Tubérculos** y **fibérculos** ausentes. **Fibrillas** delgadas, dispersas a lo largo del talo, cortas, de hasta 3 mm de longitud, raro más largas. **Soralios** irregulares, planos o ligeramente estipitados, sin margen cortical definido, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, se fusionan en parches irregulares dando la impresión de ser un único soralio más grande, se desarrollan a partir del córtex, sobre las ramas secundarias y terminales, raros en las ramas principales. **Isidiomorfos** raros, cortos, de 0.1–0.15 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección, brillante, delgado (6–9%). **Médula** heterogénea, con una estrecha capa compacta, próxima al córtex y pigmentada de rojo, rosa o anaranjado, y otra capa interna laxa o densa y \pm gruesa (20–29%). **Eje central** blanco, delgado (30–35%). **Relación A/M** < 1. **CMA** tipo–*cornuta*.

QUÍMICA.— Es una especie químicamente uniforme (Fos & Clerc 2000), al igual que el único ejemplar que hemos analizado. Acumula los ácidos úsnico, norestíctico y estíctico, como sustancias principales, y compuestos del complejo del ácido estíctico como sustancias accesorias, además de un ácido graso no identificado; test químicos: K⁺ amarillo a naranja, P⁺ naranja intenso en la médula

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Es una especie rara y mal conocida, de distribución disyunta en las regiones Mediterránea y Macaronésica, en el suroeste de Europa y Norte de África, y en el este de Asia y de los Andes Neotropicales, en Sudamérica (Truong *et al.* 2011; Fos & Clerc 2000;

Clerc 1987b). En la Península Ibérica crece en el Parque Nacional de Doñana (Huelva), sobre *Quercus canariensis*, y en un alcornocal portugués de Ribatejo, ambos con influencia oceánica y elevada humedad atmosférica. **Esp.:** H. **Port.:** R.

OBSERVACIONES.— *Usnea subcornuta* ha sido considerada sinónimo de *Usnea cornuta*, sin embargo Clerc (1987b) señaló que se trata de una especie distinta, caracterizada por la presencia de un pigmento anaranjado subcortical. *Usnea cornuta* tiene una química, distribución y morfología similar, pero carece del pigmento anaranjado subcortical.

Filogenéticamente, *Usnea subcornuta* ha resultado polifilética y claramente separada de *U. cornuta* (Truong *et al.* 2013b). Debido a su rareza, existe poco material disponible para su estudio, se precisan más ejemplares para ajustar su variación morfológica y genética.

27. *Usnea subfloridana* Stirt., Scott. Naturalist (Perth) 6(47): 294 (1882)

TIPO (*cf.* Laundon 1965: 70): Scotland, Perthshire, Killin, 19-VII-1881 *Stirton* (BM—holotipo).

=*Usnea comosa* (Ach.) Röhl. Deutschl. Fl., Ed. 2, 3(2): 144 (1813)

=*Usnea comosa* subsp. *sordidula* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 275 (1936)

=*Usnea florida* var. *comosa* (Ach.) Vain., Étud. Class. Lich. Brésil, Regular issue: 3 (1890)

=*Usnea subfloridana* var. *similis* (Motyka) Oxner, *Flora Lishaïnikiv Ukraïni* (Kiev) 2(2): 344 (1993)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 26; Wirth & Kirschbaum (2014: 65, Fig. inferior); Dobson (2011: 454); Stenroos *et al.* (2011: 483); Randlane *et al.* (2009: 434, Fig. superior); Törra & Randlane (2007: 420, Figs. 1E-F y 2B); Wirth *et al.* (2004: 36); Moberg & Holmåsén (1992: 107, Fig. inferior); Clerc (1987a: 101, Fig. 1A); Halonen *et al.* (1999: 251, Fig. 7).

Talo epifítico, erecto o subpéndulo, de 5–7(–10) cm de longitud. **Base** negra, grande y ancha, con abundantes fisuras anulares, de 4–5(–10) mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica, divergente, abundante. **Ramas principales** cilíndricas, de 0.5–1.2 mm de diámetro, con fisuras anulares de médula evertida hacia la base. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Papilas** verrugosas, raras o numerosas, sobre las ramas principales. **Tubérculos** ausentes. **Fibérculos** irregularmente presentes. **Fibrillas** raras o abundantes, delgadas y ± largas, de 4–5 mm de longitud, sobre las ramas principales. **Pseudocifelas** ausentes. **Soralios** ± punctiformes, de planos a ligeramente estipitados, con un anillo cortical que los delimita, de contorno irregular, ± errumpentes, márgenes ± recurvados, habitualmente numerosos, pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, surgen a partir del córtex, cubren las ramas terminales, en ocasiones confluentes cubriendo toda la rama más de la mitad del diámetro de la rama. **Isidiomorfos** numerosos, especialmente sobre los soralios, cortos y de aspecto espinuloso, de 0.1–0.2 mm de longitud.

Apotecios raros, pocos en los ejemplares que los presentan, terminales o subterminales, de 3–10 mm de diámetro. **Picnidios** no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, mate o brillante, grueso o muy grueso (8–16%). **Médula** homogénea, densa o compacta, no pigmentada, ± delgada (11–26%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso (28–52%). **Relación A/M** =1–4.

QUÍMICA.— Se han detectado tres quimiótipos distintos en la Península Ibérica.

- I. Con los ácidos úsnico y tamnólico, y el ácido hipotamnólico como sustancia accesoria; test químicos: K+ amarillo y Pd+ naranja en la médula; médula UV—.
- II. Con los ácidos úsnico y escumático; test químicos: K— y Pd— en la médula; médula UV+ azul blanquecino.
- III. Con los ácidos úsnico, tamnólico y escumático; test químicos: K+ amarillo y Pd+ naranja en la médula; médula UV+ azul blanquecino.

El ácido alectoriálico cuando lo detectamos es como sustancia accesoria ligada a los apotecios. El quimiótipo I es el más abundante en la Península Ibérica, lo detectamos en un 93 % de los ejemplares. Los quimiótipos II y III son muy raros, el primero aparece en el 7% de los ejemplares analizados, mientras que del segundo sólo en un ejemplar.

Los resultados químicos de esta especie en la Península Ibérica concuerdan con los obtenidos en otras regiones del mundo, con el quimiótipo que acumula ácido tamnólico como mayoritario y siendo minoritarios aquellos que acumulan ácido escumático (Clerc 2011; Halonen *et al.* 1999).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— *Usnea subfloridana* es una especie circumboreal que se reconoce en áreas templadas y boreales del hemisferio norte, referida para Eurasia, Macaronesia y Norteamérica (Clerc 2011b; Halonen *et al.* 1998). En la Península Ibérica es una especie frecuente, que aparece diseminada por todo el territorio, con preferencia en bosques con influencia suboceánica, especialmente de los sistemas montañosos del interior, rara en áreas costeras y bosques secos, crece entre los 400–1700 m de altitud. Especie corticícola, que encontramos sobre planifolios, rara sobre coníferas o madera. **Esp.:** Ab, Áv, Ba, C, Cc, CR, Cs, Cu, Gu, H, Hu, J, Le, Lu, M, Mu, Na, O, Or, P, Po, S, Sa, Te, To, V, Vi, Za. **Port.:** AAl, BA, Mi, TM.

OBSERVACIONES.— *Usnea subfloridana* se caracteriza por su base pigmentada de negro, su ramificación dicótoma e isotómica, sus ramas cilíndricas, no constreñidas en los puntos de inserción, sus soraliolos pequeños, cubiertos de numerosos isidiomorfos, y por la producción de los ácidos tamnólico y/o escumático como sustancias medulares. El carácter más variable es el grado de ramificación de las ramas, los talos están unas veces muy ramificados e intrincados, y otras poco ramificados. Puede confundirse con *Usnea wasmuthii*, pero esta especie presenta unas características fisuras longitudinales en la base, soraliolos más grandes, bien delimitados y elípticos longitudinalmente, carece de isidiomorfos en los soraliolos maduros y habitualmente acumula los ácidos salacínico y/o barbático como sustancias medulares. Para las diferencias con *Usnea praetervisa* y *U. silesiaca* ver su apartado de observaciones.

Usnea subfloridana es considerado el par asexual de *U. florida* (Articus *et al.* 2002), de la cual se diferencia únicamente por la ausencia de apotecios, no siendo raro que ambos taxones crezcan entremezclados (ver observaciones en *Usnea florida*). Hemos tenido la oportunidad de recolectar en una localidad unos pocos ejemplares intermedios, sorediados y con apotecios, que asignamos, por el momento, a *Usnea subfloridana*.

28. *Usnea subgracilis* Vain., Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A 6: 7 (1915)

TIPO (*cf.* Truong *et al.* 2013a: 536): Jamaica, in ramibus arborum, 1906, *Boergesen* (TUR-V513—lectotipo).

=*Usnea hesperina* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 2: 383 (1938)

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 27; Truong *et al.* (2013a: 531, Figs. F-H).

Talo epifítico, fruticuloso, péndulo, de 20–25(> 50) cm de longitud. **Base** pálida, anaranjada o concolora con las ramas principales, con abundantes fisuras anulares, de hasta 5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica o anisotómica, paralela. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, atenuadas gradualmente hacia los ápices, con abundante fisuras anulares, especialmente hacia la base, hasta 0.75 mm de diámetro. **Ramas secundarias y laterales** cilíndricas, no constreñidas en el punto de inserción. **Fovéolas y fisuras transversales** ausentes. **Papilas y fibérculos** ausentes. **Tubérculos** irregulares, con ápices erosionados que pueden desarrollar soralias, en las ramas laterales y terminales. **Fibrillas** raras o numerosas, recurvadas, irregularmente repartidas, la rama (o el talo) llega a tomar un aspecto similar al de una espiga (“fishbone”), largas, de 5–20 mm de longitud. **Pseudocifelas** ausentes. **Soralios** pequeños, punctiformes, ligeramente tuberculados, convexos, en ocasiones confluentes, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, surgen de la superficie del córtex a través de máculas o más frecuentemente en el ápice de tubérculos erosionados, a menudo inmaduros y semejantes a pseudocifelas, raramente maduros y grandes. **Isidiomorfos** raros, no agrupados, sobre soralios jóvenes y áreas regeneradas, cortos, de 0.1–0.15 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** verde grisáceo, mate, laxo, moderadamente grueso (7–12%). **Médula** homogénea, compacta, sin pigmentar, delgada o muy delgada (19–22%). **Eje central** blanco, grueso (37–41%). **Relación A/M** = 1.8–2.5.

QUÍMICA.— En el material ibérico estudiado (2 especímenes), se han detectados los ácidos úsnico y protocetrárico; test químicos: C–, K+ amarillo y Pd+ naranja en la médula. Este quimiótipo está ampliamente repartido en Europa, Norte y Sudamérica y África (Randlane *et al.* 2009).

Hay otro quimiótipo, reconocido del este de Asia, que acumula los ácidos úsnico, protocetrárico y salacínico (Ohmura 2001).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Se encuentra en regiones templadas a tropicales, ha sido registrada para Europa, Norteamérica, Cuba, Jamaica, África, Macaronesia, este de Asia y Sudamérica (Truong *et al.* 2013a; Ohmura 2001; Herrera–Campos *et al.* 1998; Clerc 1997). En la Península Ibérica es una especie muy rara, de la que únicamente se han recolectado dos ejemplares, en bosques primarios atlánticos bien conservados con influencia oceánica y elevada humedad atmosférica, entre los 300 y los 700 m de altitud, sobre corteza de *Quercus robur*. Según nuestros datos, la cita de Pontevedra es nueva para España. **Esp.:** Po. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— Su talo péndulo, ramas cilíndricas con numerosas fisuras anulares, córtex mate y liso, su base con fisuras anulares conspicuas y normalmente pardo anaranjada, sus largas y recurvadas fibrillas y la producción de ácido protocetrárico en la médula la convierten en una especie de fácil reconocimiento. *Usnea subgracilis*, puede ser confundida con *Usnea ceratina* cuando el pigmento medular de esta última es muy pálido. Sin embargo, *Usnea ceratina* tiene un córtex, en sección longitudinal, duro y vítreo, mientras que el córtex de *U. subgracilis* es más blando y mate. Además, ambas especies acumulan diferentes metabolitos

secundarios. Por otro lado, *Usnea subscabrosa*, otra de las especies de *Usnea* con las que *U. subgracilis* podría confundirse, tiene un talo de erecto o subpéndulo, un córtex muy grueso, vítreo y duro, soralias orbiculares, oblongos o irregulares, que llegan a alcanzar la mitad del diámetro de la rama e isidiomorfos agrupados.

Usnea subgracilis fue sinonimizado con otro taxón muy similar, *U. schadenbergiana* Göpp. & Stein (Clerc 2004), sin embargo esta última acumula el ácido estíctico como principal sustancia medular y hasta el momento sólo se ha encontrado en Asia, por lo que no deben ser consideradas sinónimos hasta que no se realicen estudios más adecuados (Lendemer 2006; Ohmura 2012).

29. *Usnea subscabrosa* Nyl. ex Motyka, *Usnea Pars Systematica* 2: 313 (1938)

TIPO (cf. Clerc 1992: 519): Portugal, 1877, *Newton* (H—holotipo).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 28; Truong *et al.* (2013a:527, Figs. 9D y E); Randlane *et al.* (2009: 429, Fig. central); Brodo *et al.* (2001: 725, Fig. 894); Herrera—Campos *et al.* (1998: 305, 307, 308, 309 y 312, Figs. 3, 5b, 6b, 8f, g y h y 10d); Clerc (1998: 331 y 333; Figs. 12 y 14); Clerc (1992: 520, Fig. 4).

Talo epifítico o secundariamente saxícola, fruticuloso, erecto o subpéndulo, rígido, de 3–6(–12) cm de longitud. **Base** clara, pardo clara, anaranjada, concolora con las ramas principales o raro oscura, ancha, con frecuentes fisuras anulares, de 3–6 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica, divergente. **Ramas principales** cilíndricas, de 0.5–1 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas, fisuras transversales y depresiones** ausentes. **Papilas** ausentes, raras o \pm frecuentes, hemisféricas o verrugosas, sobre las ramas principales, aunque ausentes en los ápices. **Tubérculos** con los ápices erosionados que pueden dar lugar a soralias. **Fibrillas** ausentes, raras u ocasionalmente numerosas, irregularmente repartidas, cortas, de 1–3 mm de longitud, o largas, de 5–8(–10) mm de longitud. **Pseudocifelas** elípticas o lineares, comúnmente inconspicuas. **Soralias** punctiformes, orbiculares, elípticos o irregulares, planos o convexos, raro \pm cóncavos, en ocasiones confluentes, pequeños, alcanzan la mitad del diámetro de la rama, surgen del córtex o del ápice de tubérculos erosionados, en las ramas apicales. **Isidiomorfos** raros o frecuentes, sobre los soralias, \pm largos, de 0.1–0.2 mm de longitud, normalmente se agrupan, se desprenden con facilidad.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** duro, típicamente vítreo, muy grueso (11–23%). **Médula** homogénea, no pigmentada, muy compacta y delgada (6–16%). **Eje central** blanco, grueso (35–50%). **Relación A/M** = 3–6.

QUÍMICA.— Se han detectado dos quimiótipos en la Península Ibérica.

- I. Con los ácidos úsnico, protocetrárico y \pm fumarprotocetrárico; test químicos: K– y Pd+ naranja en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico y tamnólico; test químicos: K+ amarillo a rojo y P+ naranja en la médula.

El quimiótipo I es el mayoritario, detectado en el 94% de los ejemplares analizados. El quimiótipo II ya había sido citado de las Islas Azores (Clerc 2006), aunque aquí lo encontramos por primera vez para Europa, en dos ejemplares herborizados en Extremadura (España). Adicionalmente se han encontrado dos ejemplares procedentes de Sintra (Portugal) que contienen únicamente ácido úsnico.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— *Usnea subscabrosa* muestra una distribución disyunta, ha sido estudiada del Europa, Macaronesia y este de Norteamérica y Sudamérica (Truong *et al.* 2013a; Clerc 2007). Se trata de una especie corticícola y saxícola (Clerc 1992). En la Península Ibérica la recolectamos en áreas costeras del cuadrante suroccidental, algunos puntos en Cataluña y Extremadura en España. La encontramos en bosques meso- y termomediterráneos, subhúmedos, con influencia costera y abundantes nieblas, por debajo de los 500 m de altitud. Muestra preferencia por lugares bien iluminados y vive sobre la corteza de *Quercus suber* y *Pinus pinaster*, ocasionalmente sobre rocas. . **Esp:** Ba, Ca, Cc, Ge, H. **Port:** Ag, BAl, E, R.

OBSERVACIONES.— Al igual que *Usnea silesiaca*, *Usnea subscabrosa* puede ser, péndula o erecta, con todas sus transiciones (Clerc 1992), sin embargo en la Península Ibérica los ejemplares analizados son pequeños, de hasta 12 cm de longitud, y erectos o subpéndulos. El hábito péndulo parece estar correlacionado con condiciones ambientales que algunos autores consideran óptimas (Clerc 1992). La densidad de ramificación, la cantidad de fibrillas y la abundancia de isidiomorfos también son caracteres muy variables en esta especie.

Los ejemplares pertenecientes al quimiótipo II, caracterizado por la producción de ácido tamnólico como sustancia medular, presentan ligeras diferencias morfológicas con los de los otros dos tipos químicos. Así: los talos son erectos, muy pequeños, de 2.5–3 cm de longitud, con abundantes ramificaciones dicótomas e isotómicas y divergentes. Además, desarrollan papilas, los sorallios son pequeños, inferiores a la mitad del diámetro de la rama, irregulares, planos o ± excavados, surgen a partir del córtex en ramas terminales y los isidiomorfos que les acompañan se desprenden muy fácilmente, más aún, su córtex es vítreo pero más delgado que el de *U. subscabrosa* s. str. A pesar de las diferencias observadas, consideramos que se precisan más materiales y más análisis para entender bien este nuevo quimiótipo.

Las diferencias entre *Usnea subscabrosa*, y otras dos especies con las que se puede confundir, *U. ceratina* y *U. subgracilis*, se resumen en las observaciones de los dos últimos taxones.

30. *Usnea substerilis* Motyka, Wydaw. Muz. Slask. Katowicach Dzial III 3(2): 24 (1930)

TIPO (*cf.* Lendemer & Tavares 2004: 640): Italy, Groeden, ad ramulos emortuos Laricis in silva supra Unterkoffel prope St. Ulrich, 1899, *Arnold* [Arnold, Lich. Exs. no. 1538b pro parte] (W—lectotipo, Lendemer & Tavares 2004: 641, Figs. 4–6).

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 29; Stenroos *et al.* (2011: 484); Randlane *et al.* (2009: 435, Fig. superior); Törre & Randlane (2007: 422, Fig. 3A); Lendemer & Tavares (2004: 641, Figs. 4–6); Halonen *et al.* (1998: 38 y 39, Figs. 3 y 12); Clerc (1987a: 101, Fig. 1G).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto, pequeño y formando matas densas, de 4–7 cm de longitud. **Base** clara o raro oscurecida, con frecuentes fisuras anulares, de 2–3 mm de longitud.

Ramificaciones dicótomas, anisotómicas, divergentes. **Ramas principales** cilíndricas, \pm hinchadas, irregulares, de 0.5–1.2 mm de grosor. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas, depresiones y fisuras transversales** habitualmente presentes. **Papilas** verrugosas o cilíndricas numerosas, sobre las ramas principales. **Tubérculos y fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras o \pm abundantes, de aspecto espinuloso, irregularmente repartidas, cortas, < 3 mm de longitud. **Soralios** \pm superficiales, tuberculados o algo excavados, \pm convexos, a veces confluentes, no alcanzan el eje central ni desprenden el córtex adyacente, surgen a partir del córtex, grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, aunque en ocasiones pueden llegar a cubrir completamente las ramas. **Soredios** granulados. **Isidiomorfos** raros, en los soralios jóvenes, nunca en los maduros, cortos, de 0.1–0.2 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex** mate o ligeramente brillante, delgado a moderadamente grueso (6–9%). **Médula** homogénea, blanca, algodonosa o densa, de moderadamente delgada a moderadamente gruesa (19–32%). **Eje central** blanco, moderadamente grueso (22–45%). **Relación A/M** = 0.7–2.4.

QUÍMICA.— En la Península Ibérica se han detectado cuatro quimiótipos distintos, dos de ellos son descritos aquí como nuevos para la especie.

- I. Con los ácidos úsnico, salacínico, \pm consalacínico, \pm barbático, \pm 4-O–demetilbarbático y \pm caperático; test químicos: K+ amarillo a rojo-anaranjado y Pd+ amarillo anaranjado en la médula. Se trata del quimiótipo mayoritario, presente en el 50% de los ejemplares analizados.
- II. Con los ácidos úsnico, psorómico, \pm compsorómico, \pm barbático y \pm 4-O–demetilbarbático; test químicos: K+ amarillo y Pd+ amarillo intenso en la médula. Quimiótipo frecuente, presente en un 34% de los ejemplares analizados. El ácido psorómico no había sido detectado con anterioridad en esta especie. El quimiótipo II se describe aquí por primera vez para la especie.
- III. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd– en la médula. Quimiótipo raro, detectado en un 14% de los ejemplares analizados.
- IV. Con los ácidos úsnico, salacínico, psorómico, compsorómico, \pm barbático y \pm 4-O–demetilbarbático; test químicos: médula K+ amarillo, naranja o rojo y Pd+ amarillo o naranja en la médula. Quimiótipo minoritario, presente en un 2% de los ejemplares analizados. Se describe aquí por primera vez para la especie.

Aunque la presencia de ácido protocetrárico ha sido descrita para el quimiótipo I (Halonen *et al.* 1999), esta sustancia no ha sido detectada en los ejemplares ibéricos. Se ha descrito un quinto quimiótipo en el norte de Europa, con los ácidos salacínico y norestíctico como sustancias destacadas (Clerc 2011b), no detectado en la Península Ibérica.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie recolectada en regiones boreales y montañas de regiones templadas del hemisferio norte, especialmente en zonas de influencia continental. Citada en Europa y Norteamérica (Halonen *et al.* 1999). En la Península Ibérica muestra una distribución similar a la de *Usnea lapponica*, una especie por otro lado relacionada. Aparece en áreas de influencia continental, por encima de los 700 m de altitud, siendo más frecuente en los

sistemas Central y Bético. **Esp.:** Áv, Cc, CR, Cs, Cu, Gr, Gu, J, L, Le, Lu, M, Mu, Na, Or, P, Sa, Sg, So, SS, Te, To, Va, Za.

OBSERVACIONES.— Esta especie se caracteriza por su talo erecto, que forma densas matas, por sus ramificaciones dicótomas y anisotómicas, de ramas \pm hinchadas, foveoladas, no constreñidas en el punto de inserción y por sus soralios grandes, \pm superficiales, con isidiomorfos en los jóvenes. La especie más próxima a *Usnea substerilis* es *U. lapponica*, de la que se distingue por sus soralios, superficiales o ligeramente excavados, que nunca alcanzan el eje central. Por otro lado, de la similar *Usnea diplotypus* se diferencia en que esta última tiene soralios pequeños, punctiformes, y con numerosos isidiomorfos, largos y agrupados. Para diferencias con otras especies ver las observaciones en *Usnea glabrescens*.

Desde el punto de vista filogenético y de acuerdo con nuestros datos, *Usnea substerilis* se incluye dentro del clado de *U. barbata*, grupo que requiere aún un estudio más detallado, dada su posible polifilia. No obstante, dentro de este clado se destacan los especímenes analizados de *Usnea substerilis* agrupados en un pequeño clado muy bien soportado. En estos grupos complejos aún se requieren estudios más finos para su clarificación. Por estas razones y por evitar la pérdida de información, nosotros seguimos manteniendo esta especie separada del resto.

31. *Usnea wasmuthii* Räsänen, Ann. Acad. Sci. Fenn. A 34(4): 19 (1931)

TIPO (cf. Clerc 1992: 521): [Estonia] Eesti, [Harjumaa,] Tallinn, [Kakumäem] Kakkomägi, *Picea*, 13-VII-1908, *T. Wasmuth* (H—holotipo!).

=*Usnea iberica* Motyka, *Usnea Pars Systematica* 1: 283 (1936)

INDICACIÓN LOCOTÍPICA: Hispania, Zaragoza, Moncayo, 1892, leg. [?] (Herb. Bouly De Lesdain). [Sinónimo nuevo, en espera de la localización del material tipo]

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 30; Stenroos *et al.* (2011: 485); Randlane *et al.* (2009: 435, Fig. central); Tõrra & Randlane (2007: 422, Fig. 3D); Halonen *et al.* (1999: 253, Fig. 8); Clerc (1987a: 101, Fig. 1D).

Talo epifítico, fruticuloso, erecto o rara vez subpéndulo, denso, de 3–7 cm de longitud. **Base** pardo oscura o negra, con pequeñas fisuras longitudinales muy características, de 2–4 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica, divergente, los ápices poco o nada ramificados. **Ramas principales** cilíndricas, no hinchadas, gruesas, de 0.6–1.8 mm de diámetro. **Ramas secundarias** no constreñidas en los puntos de inserción. **Fovéolas** y **fisuras transversales** ausentes. **Papilas** raras o numerosas, verrugosas, irregulares, en las ramas principales. **Tubérculos** raros o abundantes, en las ramas principales. **Fibérculos** raros o dispersos. **Fibrillas** raras o numerosas, irregularmente repartidas, delgadas y \pm largas, de 2–4 mm de longitud, en las ramas principales. **Soralios** conspicuos, planos o \pm excavados, bien delimitados, al principio pequeños y punctiformes, luego grandes, irregulares o elípticos longitudinalmente, alcanzan un tamaño igual al diámetro de la rama, surgen a partir del córtex o del ápice de los tubérculos, y. Se disponen principalmente en las ramas apicales. **Isidiomorfos** raros o difíciles de observar, en los soralios jóvenes pero no en los maduros, cortos, hasta 0.15 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material ibérico.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, mate, moderadamente grueso o muy grueso (10–16%). **Médula** homogénea, blanca, densa o compacta, delgada (9–20%). **Eje central** no pigmentado, moderadamente grueso o grueso (32–55%). **Relación A/M** = 1.7–5.5.

QUÍMICA.— En la Península Ibérica hemos detectado cinco quimiótupos.

- I. Con los ácidos úsnico, salacínico, barbático, \pm consalacínico, \pm 4-O-demetilbarbático, \pm SD1 y \pm atranorina; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ amarillo anaranjado en la médula.
- II. Con los ácidos úsnico, barbático, \pm 4-O-demetilbarbático, \pm psorómico, \pm compsorómico y \pm atranorina; test químicos: K– o K+ amarillo y Pd– o Pd+ amarillo intenso en la médula.
- III. Con los ácidos úsnico, salacínico, \pm consalacínico y \pm SD1; test químicos: K+ amarillo a rojo anaranjado y Pd+ amarillo anaranjado en la médula.
- IV. Con los ácidos úsnico, tamnólico y \pm escumático; test químicos: K+ amarillo intenso a naranja y Pd+ amarillo anaranjado en la médula.
- V. Con los ácidos úsnico, barbático, escumático y 4-O-demetilbarbático; test químicos: K– y Pd– en la médula; UV+ blanco azulado en la médula.

El quimiótupo I es el mayoritario en la Península Ibérica, lo detectamos en el 79% de los ejemplares analizados. El quimiótupo II es raro, aparece en el 12% de los ejemplares analizados. En esta especie y en este quimiótupo, la presencia de ácido psorómico sólo ha sido detectada en el material ibérico (Fos & Clerc 2000). El quimiótupo III es un quimiótupo minoritario, detectado en el 5% de los ejemplares analizados. El quimiótupo IV, que aparece en el 3% de los ejemplares analizados, también ha sido detectado en Japón (Ohmura 2001). El quimiótupo V se describe en el presente trabajo como nuevo para la especie, detectado únicamente en dos ejemplares.

Adicionalmente ha sido citado en Europa un quimiótupo deficiente en ácidos (Clerc 2011b), que no ha sido detectado en la Península ibérica.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie que aparece en regiones boreales y montañosas del hemisferio norte, en Eurasia y Norteamérica (Halonen 2000; Ohmura 2012). En la Península Ibérica es una especie muy común, que aparece ampliamente representada en todo el territorio, entre los 300 y 1700 m de altitud, siendo rara o ausente en regiones con influencia costera. Especie corticícola que ha sido recolectada sobre multitud de forófitos, tanto planifolios como aciculifolios. **Esp.:** A, Ab, Áv, Ba, C, Ca, Cc, Co, CR, Cs, Gu, H, J, L, Lu, M, Ma, Mu, Na, O, Or, S, Sa, Sg, To, V, Za. **Port.:** AAl, BL, Mi, TM.

OBSERVACIONES.— *Usnea wasmuthii* es una especie erecta, caracterizada por su base negra, su ramificación dicótoma y anisotómica, por la presencia de papilas y por sus soralias superficiales, elípticos longitudinalmente, bien delimitados y con isidiomorfos cuando jóvenes. Puede confundirse con *Usnea subfloridana*, la cual presenta soralias punctiformes y con isidiomorfos cuando maduros y, además, acumula los ácidos tamnólico y/o escumático como sustancias medulares. Otra especie con la que suele ser confundida *Usnea wasmuthii* es *U. glabrescens*, pero en esta última los soralias son orbiculares, planos o \pm excavados, raramente producen isidiomorfos y, en la base, carece de fisuras longitudinales. Clerc (1992), comenta la posibilidad de que el quimiótupo IV de *Usnea wasmuthii* podría deberse al desarrollo de un híbrido mecánico con *U. subfloridana*, aunque lo más probable es que se trate simplemente de

un quimiótipo minoritario, como parte de su variación intraespecífica (Truong *et al.* 2013b). Para diferencias con otras especies ver el apartado de observaciones en *Usnea silesiaca*.

Nuestros resultados moleculares señalan que *Usnea wasmuthii* es una especie polifilética, con un grupo, anidado a *U. praetervisa*, que incluye a todo el material ibérico más un ejemplar de Gales (Reino Unido), y otro grupo, con el resto de material, próximo a *U. silesiaca*. Se precisan más estudios incluyendo más material de distintas regiones del mundo para poder comprender la variación química, morfológica y genética de este taxón.

32. *Usnea* sp.1

ICONOGRAFÍA: LÁMINA 31

Talo epifítico, fruticuloso, erecto, de 2–6 cm de longitud. **Base** pardo clara o negra, siempre oscura junto al disco de fijación, de 1–3 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, isotómica o anisotómica, divergente. **Ramas principales** hinchadas, con fisuras anulares que delimitan los hinchados artejos, de 1–1.4 mm de diámetro. **Ramas secundarias** visiblemente constreñidas en el punto de inserción, ápices, rara vez ramificados y \pm contortos. **Fovéolas y fisuras transversales** ocasionalmente presentes. **Papilas** raras o numerosas, inconspicuas o verrugosas, sobre las ramas secundarias. **Tubérculos y fibérculos** ausentes. **Fibrillas** raras o frecuentes, irregularmente repartidas a lo largo del talo, delgadas, cortas, de 0.5–2 mm de longitud. **Pseudocifelas** ausentes. **Soralios** pequeños, punctiformes, \pm planos o algo estipitados, convexos, \pm errumpentes, irregulares o \pm bien delimitados, surgen del córtex o del ápice de las papilas, inferiores a la mitad del diámetro de la rama. **Isidiomorfos** numerosos, agrupados sobre los soralios de los que se desprenden fácilmente, ocasionalmente sobre el córtex, cortos, de 0.1–0.2 mm de longitud.

Apotecios y picnidios no observados en el material estudiado.

ANATOMÍA.— **Córtex** brillante, delgado o moderadamente grueso (5.5–9.5%). **Médula** heterogénea, con una estrecha capa compacta próxima al córtex y otra capa interna, blanca, de laxa a densa, moderadamente gruesa o gruesa (29–34%). **Eje central** blanco, delgado o moderadamente grueso (19–25.5%). **Relación A/M** = 0.65–0.86. **CMA** tipo-*cornuta*.

QUÍMICA.— Se han detectado dos quimiótipos para este taxón.

- I. Con los ácidos úsnico, lobárico y \pm norestíctico; test químicos: K+ amarillo pálido o amarillo a rojo y Pd– o Pd+ naranja en la médula.
- II. Con el ácido úsnico y un ácido graso sin identificar; test químicos: K– y Pd– en la médula.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— La recolectamos en la Reserva de la Biosfera Transfronteriza de Gerês–Xurés (Minho, Portugal y Orense, España), en diversos puntos. Vive en bosques con abundante humedad atmosférica y/o nieblas frecuentes, sobre *Quercus robur* y *Pinus pinaster*. En los típicos bosques gallegos de carvallos (fragas) o en pinares de repoblación, en valles encajados y en sus laderas, donde la temperatura es poco variable y donde se producen abundantes nieblas. Aquí nos encontramos, acompañando a *Usnea* sp. 1, con muchas especies de *Usnea*, tanto las típicas de situaciones con influencia oceánica (*Usnea flavocardia*, *U. esperantiana*, *U. cornuta*, *U. fulvoreagens*, *U. florida* y *U. rubicunda*), como las que viven en

áreas con atribución continental (*Usnea wasmuthii*, *U. subfloridana*, *U. lapponica* y *U. hirta*).
Esp.: Or. **Port.:** Mi.

OBSERVACIONES.— Este taxón había sido identificado previamente con *Usnea cornuta*, sin embargo nuestros análisis filogenéticos, demuestran que se trata de dos taxones diferentes, *Usnea* sp. 1 es claramente distinta a *U. cornuta* s. str., y que consideramos describir como nueva especie. Son dos taxones morfológicamente muy difíciles de distinguir. *Usnea* sp. 1 tiene una base más oscura y unos soraliros más estipitados y mejor delimitados que los de *U. cornuta* s. str., además, en el eje central es siempre blanco en *Usnea* sp1, mientras que en *U. cornuta* s. str. puede ser blanco, anaranjado o rosado. *Usnea flammea* es la única especie de la Península Ibérica, además de *Usnea* sp. 1, que presenta ácido lobárico como sustancia medular. A diferencia de *Usnea* sp. 1, en *U. flammea* las ramas no están constreñidas en el punto de inserción, la base es pálida y a menudo con fisuras anulares que presentan la médula evertida y su médula es más delgada y compacta. Otra especie con la que *Usnea* sp. 1 puede confundirse es *U. glabrata*, pero ésta produce ácido protocetrárico como sustancia medular y sus soraliros nunca tienen isidiomorfos. *Usnea flavocardia*, también similar a *Usnea* sp. 1, tiene un eje central amarillo y produce los ácidos psorómico o norestítico como sustancias medulares mayoritarias. Por último, *Usnea esperantiana* tiene soraliros diferentes a los de *Usnea* sp. 1, son laminales y grandes, superiores a la mitad del diámetro de la rama, nunca producen isidiomorfos y acumula los ácidos salacínico y bourgeánico como sustancias medulares.

Nuestros resultados filogenéticos muestran que *Usnea* sp. 1 aparece como monofilética, en un clado bien soportado, junto a otras especies recientemente descritas, como *U. subglabrata* y *U. macaronesica* (Ver capítulo sobre filogenia; cf. Truong *et al.* 2013b: 360, Table I y Figs. 2-3, sub *Usnea cornuta* s.l. 24 y 27 y *U. "subglabrata"* ined. 25). No obstante, se precisa más material, más estudios y la comparación con otras especies, por lo que por el momento la mantenemos como *Usnea* sp. 1.

Taxones a buscar, dudosos o excluidos de este estudio

Usnea fragilescens Hav. ex Lynge, Stud. Lich. Fl. Norway: 230 (1921)

TIPO (cf. Clerc 1987b: 491): Norvegia occidentalis, Inter Manger i Hallandsvand insulae Radøen, rupicola, 15-VIII-1909, Havaas (O—lectotipo).

=*Usnea mollis* Vain., Étud. Class. Lich. Brésil, Regular issue: 3 (1890) ≡ *Usnea fragilescens* var. *mollis* (Vain.) P. Clerc, Nordic J. Bot. 7(4): 492 (1987)

ICONOGRAFÍA: Clerc (2011b: 168, Fig. inferior derecha); Dobson (2011: 452); Randlane *et al.* (2009: 432, Fig. central); Herrera-Campos *et al.* (2001: 244 y 247, Figs. 10 y 13, sub *Usnea fragilescens* var. *mollis*); Brodo *et al.* (2001: 179, Fig. 884); Clerc (1987a: 101, Fig. 1F); Clerc (1987b: 483, 484 y 490, Figs. 7, 10, 13, 14–16, 19, 25 y 26).

Talo epifítico, fruticulososo, erecto o subpéndulo, de 3–8 cm de longitud. **Base** negra a lo largo de 1–2 mm, más delgada en la parte próxima al disco de fijación, de 2–5 mm de longitud. **Ramificación** dicótoma, anisotómica, en las ramas principales y secundarias, o ± isotómica en los ápices, divergente. **Ramas principales** cilíndricas o ± hinchadas. **Ramas secundarias** constreñidas en los puntos de inserción. **Papilas** y **tubérculos** hemisféricos, dispuesto denso y regularmente, más anchos que altos, sobre todo en las ramas principales. **Fibérculos** raros o ausentes, sobre las ramas principales. **Fibrillas** raras o numerosas, repartidas de forma irregular, delgadas, largas, de 2–4 mm de longitud. **Soralios** punctiformes o elipsoidales, estipitados, planos o ± errumpentes, redondeados, margen cortical bien delimitado, se producen a partir del córtex y del ápice de los tubérculos, mayores que la mitad del diámetro de la rama, sobre las ramas principales y secundarias. **Isidiomorfos** en los soralios pequeños y jóvenes, raros o ausentes en los soralios maduros, largos, de hasta 0.3 mm de longitud.

Apotecios raros. **Picnidios** no observados.

ANATOMÍA.— **Córtex**, en sección longitudinal, brillante, delgado o moderadamente grueso (5–9%). **Médula** homogénea o heterogénea, blanca, laxa, gruesa (28–38%). **Eje central** delgado (16–33%). **Relación A/M** = 0.4–1. **CMA** tipo-*cornuta*.

QUÍMICA.— Se reconocen seis quimiótipos para esta especie (Ohmura 2012; Clerc 2007, 1987b; Halonen *et al.* 1998).

- I. Con los ácidos úsnico, estético, ± norestético y ± diversas sustancias pertenecientes al complejo del ácido estético; test químicos: K+ amarillo a naranja y Pd+ amarillo intenso o naranja en la médula. Este quimiótipo es el único en Europa, donde está ampliamente extendido (Clerc 1987b).
- II. Con los ácidos úsnico y psorómico; test químicos: K+ amarillo y Pd+ amarillo en la médula.
- III. Con los ácidos úsnico y salacínico; test químicos: K+ amarillo a rojo y Pd+ naranja en la médula.
- IV. Con los ácidos úsnico y escumático; test químicos: K– y Pd– en la médula; UV+ azul blanquecino en la médula.
- V. Con el ácido úsnico; test químicos: K– y Pd–.
- VI. Con los ácidos úsnico y barbático; test químicos: K– y Pd–; médula UV–. Este quimiótipo solo se reconoce de Asia (Ohmura 2012).

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT.— Especie extremadamente oceánica, se reconoce del noroeste de Europa, este y oeste de Norteamérica y este de Asia (Clerc 2011b). En la Península Ibérica aún no hemos detectado su presencia, si bien ha sido citada varias veces en la bibliografía (cf. Llimona & Hladun 2001; Hladun & Llimona 2002–2007), en los casos en los que hemos podido revisar los materiales, se trata de *Usnea cornuta*. Aunque aún no se ha confirmado su presencia en la Península Ibérica, es posible que pudiera encontrarse en áreas bien conservadas de la Región Eurosiberiana.

OBSERVACIONES.— Este taxón se distingue por su base negra, más estrecha hacia el disco de fijación, por su córtex delgado y brillante, sus ramas constreñidas en el punto de inserción y sus soralios grandes, \pm circulares, planos o ligeramente excavados y cubiertos por numerosos isidiomorfos. Especies con las que se puede confundir son: *Usnea cornuta* con numerosos soralios pequeños, irregulares y con la base clara; *U. flammea* con un córtex mate en sección longitudinal, soralios de contorno irregular y una base pálida con numerosas fisuras anulares de médula evertida.

Nombres dudosos y excluidos de este estudio

Los nombre que a continuación aparecen, han sido extraídos de la bibliografía que hemos recopilado, así como de la que aparece en Llimona & Hladun (2001) y Hladun & Llimona (2002–2007). Bibliografía en la que encontramos citas ibéricas de especies de *Usnea*. Estos nombres se corresponden con aquellos de los que no hemos podido encontrar referencias adecuadas para su uso, sinonimización, rechazo o corrección. Además, son nombres que se corresponden con citas de especímenes de *Usnea* que no hemos podido localizar ni, por tanto, revisar o consultar. Se incluyen tal y como aparecen en la publicación consultada, excepción hecha de algún error localizado que ha sido corregido.

Usnea barbata var. *pendula*

Usnea barbata var. *pendula* f. *dasopoga*

Usnea barbata var. *rubiginosa*

Usnea ceratina var. *huei*

Usnea ceratina var. *huei* f. *denudata*

Usnea ceratina f. *scabrosa*

Usnea decora

Usnea florida var. *pendula*

Usnea florida var. *rubens*

Usnea hesperina subsp. *liturata*

Usnea hirta var. *humilis*

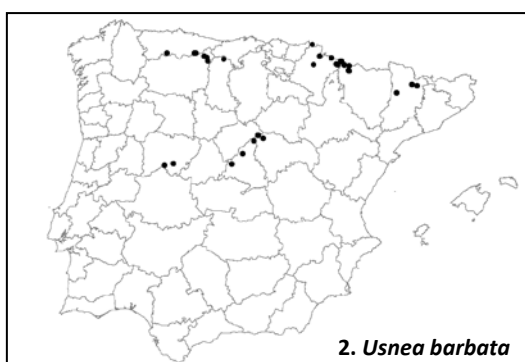
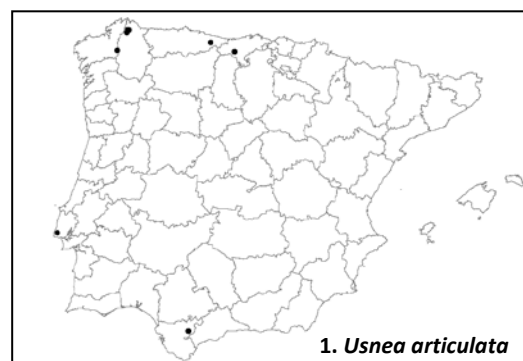
Usnea krempelhuberi

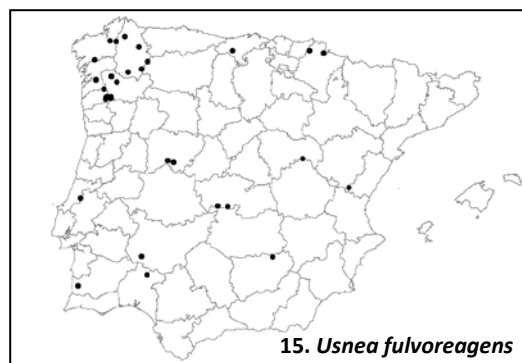
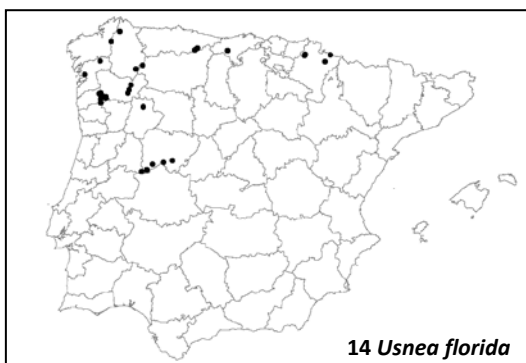
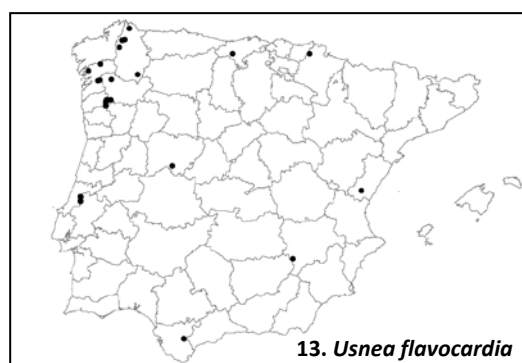
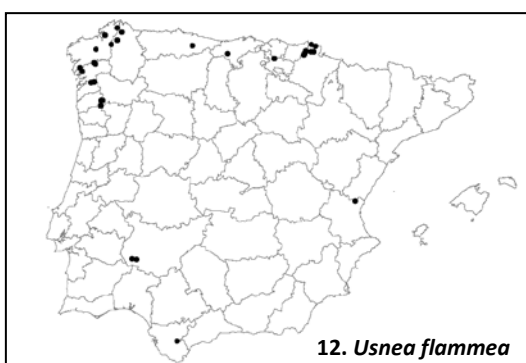
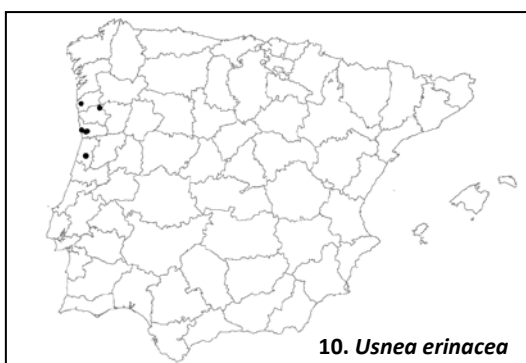
Usnea pyrenaica

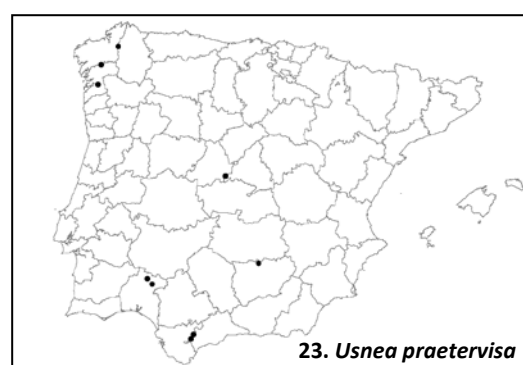
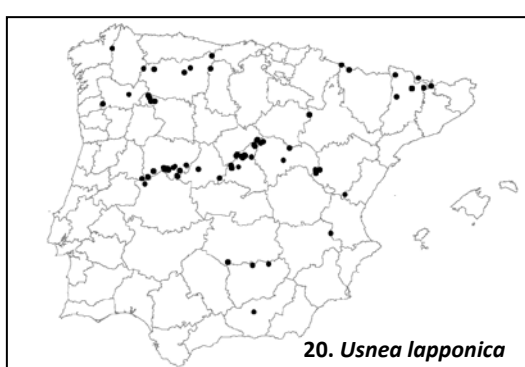
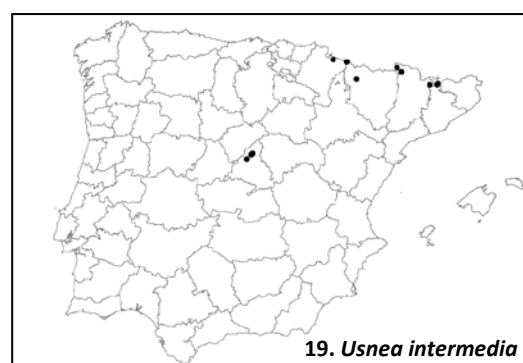
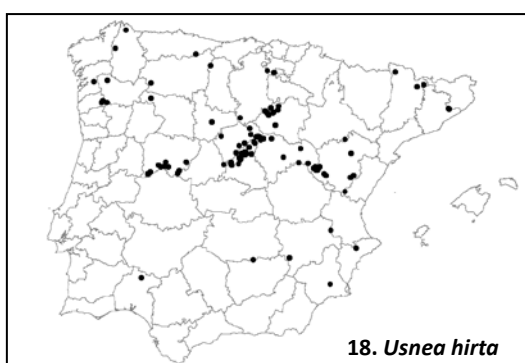
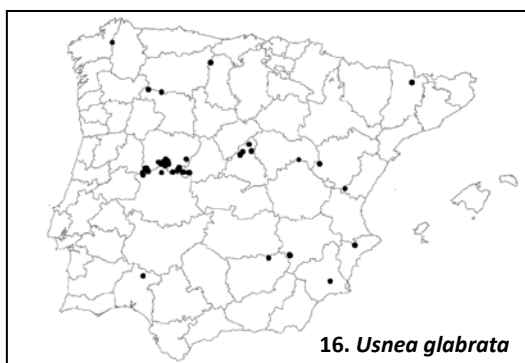
Usnea rubicunda var. *ceratinella*

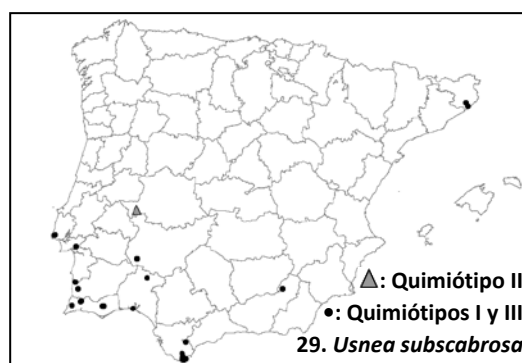
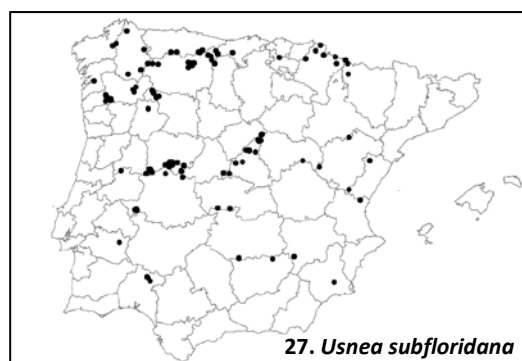
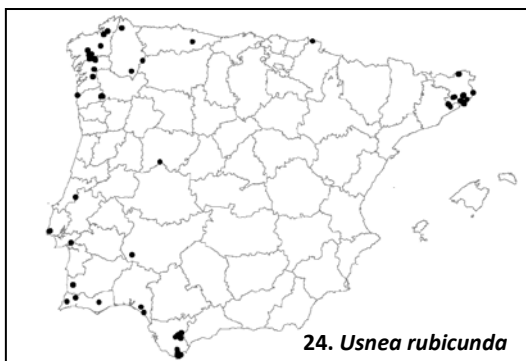
Usnea syriaca

Mapas de distribución de las especies ibéricas de *Usnea*











Discusión general

Discusión general

En el presente trabajo, se han estudiado un total de 2905 ejemplares de *Usnea* procedentes de la Península Ibérica, que hemos asignado a 32 especies distintas. La lista de ejemplares estudiados se muestra en el apartado correspondiente. Entre estas especies, se destaca un nuevo taxón que presentamos provisionalmente como *Usnea* sp. 1. En nuestros resultados filogenéticos *Usnea* sp. 1 aparece como monofilética, se sitúa en un clado bien soportado y está apoyado por los resultados morfológicos y químicos.

Análisis morfológicos y anatómicos

Debido a la gran plasticidad morfológica que presentan las especies del género *Usnea* como respuesta a condiciones ambientales, la elección de caracteres diagnósticos estables es crucial para la delimitación de las especies (Clerc 1998). Existen determinados caracteres con gran valor diagnóstico para la mayoría de las especies de *Usnea*, como son la forma de los soralios o la constricción de las ramas en el punto de inserción. Otros caracteres, como el tamaño, el color del talo, la abundancia de fibrillas, habitualmente son muy variables. La descripción de estos caracteres se detalla en el capítulo sobre anatomía y morfología de *Usnea*.

La morfología de los soralios es uno de los caracteres más importantes empleados en la delimitación de las especies del género (Clerc 1998, 1987a; Herrera-Campos *et al.* 1998). Sin embargo y como ya hemos comentado más arriba, *Usnea barbata*, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis*, taxones descritos fundamentalmente en base a diferencias en la estrategia reproductiva y en la presencia/ausencia de isidiomorfos y la forma de los soralios, forman un clado monofilético de especímenes entremezclados, por lo que la morfología de los soralios no resulta adecuada para definirlos.

En el caso de *Usnea* sp. 1, que provisionalmente había sido asignada a *Usnea cornuta* s.l., aparece como monofilética en un clado bien soportado, y la reevaluación de los caracteres morfológicos permitió detectar ligeras diferencias con respecto a *U. cornuta* s. str. La reevaluación de la morfología a la luz de los resultados filogenéticos, a menudo revela sutiles diferencias morfológicas o químicas que habían pasado desapercibidas, lo que apoya la separación de estos clados a nivel específico (Crespo & Lumbsch 2010; Divakar *et al.* 2015).

La proporción relativa de córtex, médula y eje central, índice denominado CMA, es una medida numérica que se toma en sección transversal de la parte más gruesa de las ramas más gruesas, sin incluir la base. Este índice fue desarrollado por Clerc (1984a) y proporciona gran cantidad de información. Los resultados obtenidos se muestran en la FIG. 2 del capítulo de morfología y anatomía de *Usnea*. Los valores de CMA son ampliamente utilizados en la circunscripción de las especies de *Usnea* (Truong & Clerc 2013; Ohmura 2001; Halonen *et al.* 1998; Herrera-Campos *et al.* 1998). Los resultados obtenidos demuestran que es un carácter útil para diferenciar taxones, como en el caso de *Usnea cornuta* y *U. flammea*, en donde *U. cornuta* presenta una médula más gruesa y laxa y un eje central más delgado.

Variación química en el género *Usnea* en la Península Ibérica

Los estudios sobre las sustancias liquénicas se llevaron a cabo mediante cromatografía en capa fina o TLC (White & James 1985; Culberson *et al.* 1981; Culberson & Kristinsson 1970) y los resultados obtenidos se muestran en la TABLA 1 del capítulo sobre metabolismo secundario. Las 32 especies de *Usnea* estudiadas presentan de 1-5 quimiótipos cada una y 21 de ellas presentan variabilidad química intraespecífica.

Los compuestos que aparecen con más frecuencia son las depsidonas del β -orcinol (*e. g.* los ácidos estictico, psorómico, protocetrárico, etc.). De entre estos compuestos, los ácidos salacínico y estictico son los más abundantes, apareciendo en varios quimiótipos de diferentes especies, por lo que se considera que no tienen gran valor taxonómico. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por diversos autores (Truong *et al.* 2013b; Clerc 2006; Ohmura 2001; Halonen *et al.* 1998; Herrera-Campos *et al.* 1998; Swinscow & Krog 1979).

Los dépsidos son compuestos mucho más escasos dentro del género, y tienen un gran valor diagnóstico, al igual que los ácidos alifáticos (los ácidos bourgeánico y murólico).

Aunque la variación química intraespecífica de los taxones no se corresponde con linajes monofiléticos independientes en nuestros resultados filogenéticos, parecen resultar de cierta utilidad en la delimitación de clados superiores (Printzen 2010; Lumbsch 1998). Los taxones pertenecientes a los Clados-1, 2 y 3 de nuestros análisis filogenéticos, producen depsidonas o ácidos grasos como sustancias mayoritarias y los dépsidos, en los raros casos en los que aparecen, lo hacen como sustancias minoritarias o acompañantes. Únicamente el par de especies *Usnea ceratina* - *U. cristatula* produce dépsidos (ácidos difractáico, barbático y/o escumático) como sustancias mayoritarias, un adato más para apoyar este taxón monofilético. Los taxones pertenecientes al Clado-4, por el contrario, sintetizan dépsidos, tanto como compuestos mayoritarios o como sustancias acompañantes y frecuentes. Dépsidos y depsidonas tienen diferente estructura (Huneck & Yoshimura 1996), y las diferencias en su producción podrían interpretarse como un rasgo adaptativo ocurrido durante la diversificación de este clado y que permite ocupar diferentes regiones climáticas (Divakar *et al.* 2013).

Adicionalmente, la sustitución en diferentes quimiótipos de unos compuestos por otros pertenecientes a una categoría estructural distinta, ha demostrado tener un gran valor taxonómico. Es el caso de *Usnea praetervisa* que se caracteriza químicamente por la presencia del ácido norestictico (depsidona) y en la que los resultados moleculares nos confirman que constituye un linaje diferente, bien soportado, al de *U. subfloridana*. En el caso de *Usnea* sp. 1, la detección del ácido lobárico, la única depsidona de la serie del orcinol presente en *Usnea*, apoya su separación como un linaje independiente de *U. cornuta* s. str. Por todo ello, podemos concluir que la detección en un taxón de compuestos de categorías estructurales distintas a las habitualmente producidas por dicho taxón, debe ser tomada en consideración, especialmente si dichos compuestos están correlacionados con variaciones morfológicas.

Análisis filogenético

La circunscripción del género *Usnea* ha sido objeto de debate durante décadas (Truong *et al.* 2013b; Wirtz *et al.* 2006; Articus 2004; Ohmura & Kanda 2004; Ohmura 2002; Motyka 1936-1938) y sólo muy recientemente se ha descubierto que *Cornicularia* es el grupo hermano de *Usnea* (Divakar *et al.* 2015). Se considera que en el género hay, por el momento, cuatro clados bien soportados, que se corresponden aproximadamente con los subgéneros tradicionales:

Eumitria, *Dolichousnea*, *Neuropogon* y *Usnea*. Nuestros resultados sugieren que el clado *Usnea* se subdivide en al menos 4 clados.

Aunque varios estudios han señalado que las especies de *Usnea* descritas en base a caracteres morfológicos, anatómicos y químicos son monofiléticas (Truong *et al.* 2013b; Kelly *et al.* 2011, Saag *et al.* 2011), nuestros resultados sugieren algunas excepciones. Los clásicamente denominados como “pares de especies” (fértil/estéril), siempre forman grupos conspecíficos y monofilético, es decir se entremezclan los ejemplares fértiles con los estériles. Estos resultados concuerdan con estudios previos (Wirtz *et al.* 2012; Seymour *et al.* 2007; Articus *et al.* 2002), lo que sugiere que la diferente estrategia reproductiva que adoptan no puede ser considerado como carácter discriminante. A esta cuestión, añadimos que las especies clásicas *Usnea barbata*, *U. intermedia*, *U. lapponica* y *U. substerilis* forman un subclado monofilético donde los ejemplares de estas se entremezclan entre sí. Las *Usnea* de este subclado difieren fundamentalmente en la estrategia reproductiva, en la presencia/ausencia de isidiomorfos y en la forma de los soralios, caracteres morfológicos tradicionales considerados de gran importancia taxonómica en la delimitación de especies, no solo en el subclado sino también de *Usnea* (Herrera-Campos *et al.* 1998; Clerc 1987a). Nuestros análisis demuestran, por tanto, que estos caracteres no resultan discriminantes, al menos en este subclado. Otro taxón de interés es *Usnea wasmuthii*, que se consideraba un taxón monofilético quizás por los pocos ejemplares analizados (Truong *et al.* 2013b), en nuestros análisis ha resultado polifilética, aunque sin apoyo y apareciendo todos los ejemplares ibéricos congregados en uno de los grupos resultantes. Se precisan estudios más detallados y con más material para reevaluar la variación morfológica y genética de este taxón.

La existencia de especies crípticas es un fenómeno común dentro de los parmeliáceos (Crespo & Lumbsch 2010; Crespo *et al.* 2010, Divakar *et al.* 2010) y el género *Usnea* no es una excepción. Es probable que se den casos de especiación críptica entre linajes relacionados, especialmente en aquellas especies que muestran una amplia distribución (Truong *et al.* 2013b). Para detectar estos linajes, se precisan estudios a una escala más fina, a nivel de poblaciones, por ejemplo a través de microsatélites. En el caso de *Usnea cornuta*, ciertas variaciones morfológicas y químicas parecen representar taxones diferentes, como ya señalaron Truong *et al.* (2013b) y como evidencian nuestros resultados. Aunque también se precisa un estudio completo de este taxón a nivel mundial para delimitar correctamente a *Usnea cornuta* s. str., grupo de especies en el que se incluye

Significado filogenético de la variación química intraespecífica

Tradicionalmente se ha considerado que la variación química forma parte de la variabilidad intraespecífica de los taxones, a menos que dicha variación esté correlacionada con caracteres morfológicos, anatómicos y/o distribucionales (Ohmura 2001; Clerc 1998; Swinscow & Krog 1979). Nuestros resultados filogenéticos demuestran que esta concepción tiene cierto apoyo. Este sería el caso de *Usnea wasmuthii*, con 4 quimiótipo en la Península Ibérica, que se agrupan en un mismo clado. Otro ejemplo lo constituyen los nuevos quimiótipes detectados para algunas especies en este estudio, e. g. *Usnea dasopoga* con ácido psorómico, que no representan linajes monofiléticos distintos.

Usnea praetervisa está caracterizada químicamente por la presencia del ácido norestístico (depsidona). En un principio este taxón fue considerado como un quimiótipo o como una subespecie de *Usnea subfloridana* (Fos & Clerc 2000), la cual está definida químicamente por

la presencia del ácido tamnólico (dépsido). Nuestros resultados moleculares confirman que *Usnea praetervisa* constituye un linaje diferente al de *U. subfloridana* y bien soportado. En el caso de *Usnea* sp. 1, la detección del ácido lobárico, la única depsidona de la serie del orcinol presente en *Usnea*, nos llevó a asimilar provisionalmente este taxón a *U. cornuta* s. l. Nuestros resultados filogenéticos muestran que *Usnea* sp. 1 aparece como monofilética, en un clado bien soportado y no relacionado con *U. cornuta* s. str.

Patrones de distribución de las especies del género *Usnea*

El género *Usnea* es un género cosmopolita, y muchas de las especies presentan una amplia distribución en todos los continentes (Galloway 2008). La distribución por continentes de cada uno de los taxones estudiados se presenta en la TABLA 1. Sin embargo, el estudio de la distribución y taxonomía del género *Usnea* todavía es muy incompleto, y taxones que se consideraban endémicos de una región concreta, posteriormente han sido descubiertos en otros y muy diversos lugares. Este es el caso de *Usnea cristatula*, que únicamente había sido citada en México y que ha sido recientemente recolectada en la Península Ibérica (Clerc 2011b). Además, muchos taxones descritos en diferentes regiones geográficas han sido reducidos, posteriormente, a sinonimia. Por todo ello, las afirmaciones sobre la distribución de las especies de *Usnea* deben considerarse con precaución y es probable que en aquellas especies que muestran una amplia distribución se den casos de especiación críptica (Truong *et al.* 2013b).

Nuestros resultados muestran que varios taxones presentan una amplia distribución, apareciendo en varios continentes, y no se ha observado ninguna disposición geográfica de los taxones tras los análisis filogenéticos. Este escenario no es inusual entre los parmeliáceos, y existe una evidencia creciente de que la dispersión transoceánica sucede y ha jugado un papel fundamental en la diversificación de las especies en esta familia (Amo de Paz *et al.* 2012, 2011; Fernández-Mendoza *et al.* 2011). El potencial de las especies de *Usnea* de abarcar amplios rangos de distribución, unido a su gran variabilidad morfológica y química, dificulta los estudios taxonómicos, especialmente el trabajo nomenclatural, ya que es necesario revisar numerosos ejemplares y material tipo de otras regiones del mundo para establecer una nomenclatura estable de las especies del género.

TABLA 1. Distribución por continente de los taxones hallados en la Península Ibérica.

Especie	Europa	Norte y Centroamérica	Macaronesia	Sudamérica	Asia	África	Oceanía
<i>Usnea articulata</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>U. barbata</i>	+	+			+		
<i>U. cavernosa</i>	+	+			+		
<i>U. ceratina</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>U. cornuta</i>	+	+	+	+	+		+
<i>U. cristatula</i>	+	+		+			
<i>U. dasaea</i>	+	+		+	+	+	
<i>U. dasopoga</i>	+	+			+		
<i>U. diplotypus</i>	+	+					
<i>U. erinacea</i>	+	+		+		+	
<i>U. esperantiana</i>	+	+	+	+			
<i>U. flammea</i>	+	+	+				
<i>U. flavocardia</i>	+	+	+	+	+	+	
<i>U. florida</i>	+	+			+		
<i>U. fulvorenata</i>	+	+			+		
<i>U. glabrata</i>	+	+	+		+		
<i>U. glabrescens</i>	+	+			+		
<i>U. hirta</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>U. intermedia</i>	+	+					
<i>U. lapponica</i>	+	+			+		
<i>U. longissima</i>	+	+			+		
<i>U. mutabilis</i>	+	+			+	+	
<i>U. praetervisa</i>	+	+			+		
<i>U. rubicunda</i>	+	+	+	+	+	+	
<i>U. silesiaca</i>	+	+	+				
<i>U. subcornuta</i>	+		+	+	+	+	
<i>U. subfloridana</i>	+	+	+		+		
<i>U. subgracilis</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>U. subscabrosa</i>	+	+	+	+		+	
<i>U. substerilis</i>	+	+					
<i>U. wasmuthii</i>	+	+					
<i>Usnea</i> sp. 1	+						

Patrones de distribución de las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica

Los resultados obtenidos en el capítulo, nos permiten establecer dos grandes grupos de patrones de distribución en la Península Ibérica. Los patrones de distribución de las especies del Grupo-1 pertenecen al dominio oceánico y están definidos por temperaturas estables debidas a la influencia marítima y con una gran abundancia de precipitaciones. Dentro de este grupo encontramos un caso particular de taxones más termófilos y que se distribuyen

preferentemente por zonas oceánicas con influencia subtropical o zonas de clima mediterráneo suavizado. Los patrones de distribución de las especies del Grupo-2 pertenecen al dominio interior, con matiz continental, y están definidos por un gran contraste térmico, escasez de precipitaciones en verano y temperaturas más bajas. Estas condiciones las encontramos fundamentalmente en los sistemas montañosos del interior peninsular. En algunos taxones, las bajas temperaturas son especialmente relevantes en su distribución, y sólo aparecen en la Península Ibérica en los sistemas montañosos a partir de los 1000 m de altitud. Ejemplos de estos cuatro patrones de distribución (dominio oceánico, dominio oceánico subtropical o mediterráneo suavizado, dominio continental y dominio de montaña) se reflejan en la FIG. 1, donde se incluye una especie como ejemplo.

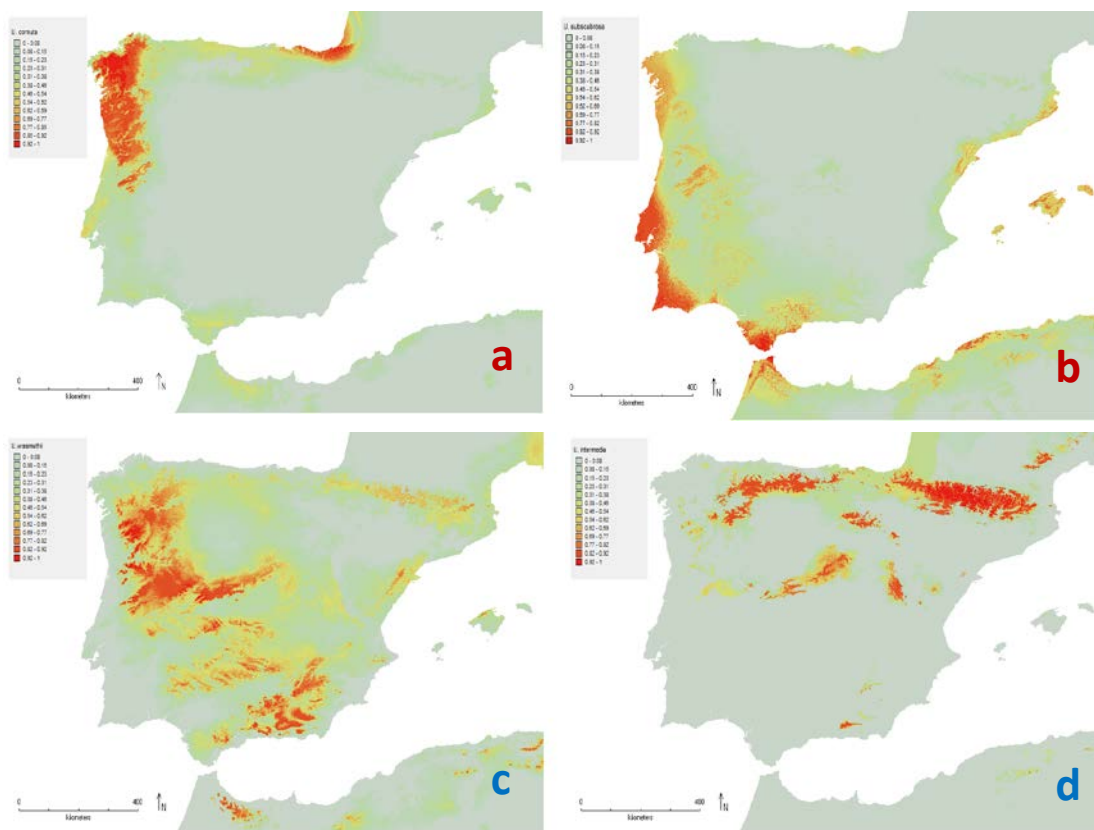


FIG. 1. Patrones de distribución de las especies del género *Usnea* en la Península Ibérica: **a.** dominio oceánico, *Usnea cornuta*; **b.** dominio oceánico subtropical o mediterráneo suavizado, *Usnea subscabrosa*; **c.** dominio continental, *Usnea wasmuthii*; **d.** dominio de montaña, *Usnea intermedia*.

La máxima diversidad del género *Usnea* en la Península Ibérica se localiza en el cuadrante noroccidental, ya que constituye una zona de ecotono en la que aparecen taxones tanto oceánicos como continentales (Rivas-Martínez & Gandullo 1987). En éstas áreas de ecotono, los taxones se distribuyen según un gradiente altitudinal, con las especies más oceánicas en los fondos de valle más resguardados y las especies continentales en las zonas altas, más expuestas a las variaciones térmicas.

Adicionalmente, en los clásicos “pares de especies” estudiados, el componente fértil del par siempre mostró una distribución mucho más restringida, coincidiendo esta con las zonas más óptimas de distribución de los “pares” estériles. Los nuevos individuos generados por reproducción sexual necesitan adquirir los fotobiontes adecuados para poder sobrevivir (Buschbom & Mueller 2006), por lo que probablemente los “pares” fértiles aparecen en aquellas zonas en las que las condiciones ambientales les permiten encontrar más fácilmente un fotobionte adecuado (Kroken & Taylor 2000).

Aunque nuestros resultados no mostraron ninguna estructuración geográfica en los análisis filogenéticos, sí se ha observado que la práctica totalidad de las especies pertenecientes al Clado-4 muestran patrones de distribución del Grupo-2 aquí descrito, mientras que los patrones de distribución del resto de clados son, fundamentalmente, oceánicos. El Clado-4 está bien soportado, pero las relaciones entre las especies permanece sin resolver y la longitud de las ramas es corta. Un evento de rápida radiación evolutiva podría explicar la presencia de longitudes de rama cortas y las relaciones no resueltas dentro de este clado. La expansión post-glacial a finales del cuaternario condujo a una gran diversificación de la biota en el hemisferio Norte, tanto a nivel de especies como de poblaciones (Hansson *et al.* 2008; Kadereit *et al.* 2004; Hewitt 2000), lo que permitiría explicar también las diferencias ecológicas de las especies de los distintos clados de *Usnea*, de manera que el Clado-4 podría haber comenzado su diversificación durante la retirada de los hielos, colonizando zonas más interiores y continentales, mientras el resto de grupos permanecerían en zonas más costeras. Claro está que se requiere de otro tipo de estudios para comprobar estas hipótesis.

Los resultados obtenidos nos permiten concluir que las herramientas de modelado ecológico pueden ser muy útiles en la delimitación de especies. Además, el conocimiento de la distribución de las especies es una herramienta integradora entre la sistemática y la ecología y, por consiguiente, indispensable para la evaluación de la biodiversidad.

Perspectivas futuras

Es evidente que el estudio sistemático del género *Usnea* que aquí presentamos dista mucho de estar completo. El número total de taxones estudiados es relativamente escaso, *ca.* 13% del número total de especies estimadas en *Usnea* en todo el mundo (Truong *et al.* 2013b). La incorporación de nuevas especies y el muestreo de regiones más extensas revelarán, con toda probabilidad, la aparición de nuevos linajes. De igual modo, se requieren estudios a nivel poblacional, especialmente en los casos de taxones de amplia distribución como es el caso de *Usnea cornuta*, para entender su diversidad. Asimismo, se han detectado posibles especies no descritas (*Usnea* sp. 1), que requieren de una búsqueda taxonómica y nomenclatural detallada para poder ser nombradas de forma definitiva.

Los resultados aportados por las herramientas de modelado ecológico nos permiten concluir su utilidad en la delimitación de especies. Sin embargo, es preciso realizar estudios en regiones más amplias para verificar los patrones de distribución de los taxones en otras áreas.

Conclusiones

Conclusiones

1. La detección de quimiótipos novedosos, caracterizados por compuestos de categorías estructurales distintas a las habitualmente producidas por un taxón, deben ser tomados en consideración, especialmente si dichos quimiótipos están correlacionados con caracteres moleculares, morfológicos y anatómicos.
2. De las especies estudiadas, 21 han resultado variables en metabolitos secundarios y 7 han resultado químicamente constantes.
3. Todos los caracteres morfológicos empleados en la delimitación de especies del género *Usnea* han resultado ser homoplásicos y esto no permite que se establezcan hipótesis filogenéticas congruentes con los datos moleculares.
4. Desde el punto de vista molecular, los taxones que se incluyen dentro del clásico concepto de “pares de especies” (fértil/estéril) en *Usnea*, deben ser considerados conspecíficos. Estos son: *Usnea florida* – *U. subfloridana*, *Usnea erinacea* – *U. rubicunda* y *Usnea cristatula* – *U. ceratina*. Los dos últimos “pares” son aportaciones novedosas de esta memoria.
5. Consideramos a *Usnea* sp. 1, aún sin nombre, una nueva especie apoyada por resultados filogenéticos, químicos y morfológicos.
6. Se confirma que nuestros ejemplares identificados como *Usnea praetervisa* constituyen un linaje monofilético, independiente al que incluye a *Usnea subfloridana*.
7. La distinción entre *Usnea barbata*, *U. substerilis*, *U. intermedia* y *U. lapponica*, no se ve apoyada por los resultados moleculares. La forma y tipo de los soracios (carácter importante en morfología) de estos taxones es muy variable. También en ellos, es donde se ha detectado un mayor número de quimiótipos novedosos. Requieren de un estudio más detallado.
8. Los MDE han resultado ser una herramienta útil para la discriminación de algunas especies, muy similares desde el punto de vista morfológico. Ejemplo: *Usnea fulvoreagens* y *U. glabrescens*.
9. De acuerdo con los MDE de consenso resultantes, la mayoría de las especies de *Usnea* en la Península Ibérica las podemos reunir en dos Grupos. El Grupo–1 de especies, que incluye a *Usnea cornuta*, *U. florida*, *U. fulvoreagens*, *U. rubicunda* y *U. subscabrosa*, se corresponde con el dominio oceánico, con temperaturas estables y gran abundancia de precipitaciones. El Grupo–2 de especies, que incluye a *Usnea barbata*, *U. glabrescens*, *U. hirta*, *U. intermedia*, *U. lapponica*, *U. subfloridana*, *U. substerilis* y *U. wasmuthii*, se corresponde con el dominio interior con matiz continental, con un gran contraste térmico, pocas precipitaciones en verano y temperaturas más bajas.

10. El tratamiento taxonómico de las especies de *Usnea* en la Península Ibérica, resulta en 32 especies, 31 pertenecientes al Clado *Usnea* y una perteneciente al Clado *Dolichousnea*.
11. *Usnea cristatula* y *Usnea subgracilis*, se citan aquí por primera vez para España.

Especímenes Estudiados

Especímenes estudiados del género *Usnea*

1. *Usnea articulata* (L.) Hoffm.

ESPAÑA. Asturias: Covadonga, 30TUN49, 400 m, ad *Fagos*, 8-VIII-1900, *P. Navás* (MA-Lich 2938, 6043 y 6154). **Cádiz:** Benaocaz, 30S277 4064, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 10-III-1983, *J.G. Rowe & A. Aparicio* (MACB 16744; MAF-Lich. 2980). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Quercus petraea*, 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 242). **La Coruña:** Municipio de Toques, Serra do Bocelo, cerca de Couso, 29TNH8564, 620 m, sobre *Quercus robur*, 12-I-1991, *J. Etayo, L. Bahillo & M.E. López de Silanes* (SANT-Lich 7559). **Lugo:** Campo da Cruz, Muros, 29TPJ01, 600 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6507). **Muros:** Carretera de Muros a Vivero, proximidades del río Sixto, 29TPJ02, 550 m, 16-VI-1977, *R. Álvarez* (MACB 4705); id.: saliendo de Muros hacia la costa, próximo al río Sixto, 29TPJ02, 550 m, 16-VI-1974, *R. Álvarez* (MACB 4706 y 5290). **Pedreiras**, Muras, 29TPJ01, 650 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6502).

PORTUGAL. Estremadura: Lisboa, Sintra, Castelo dos Mouros, 450 m, 2015, *C. Galán Boluda* (Hb. Boluda s. n.).

2. *Usnea barbata* (L.) F.H. Wigg.

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes: Alrededores del lago Ubales y pico Cascayón (cuarcitas), 30T 3083 47747, 1690 m, sobre *Fagus sylvatica*, 8-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 104060 y 104063); id.: hayedo de Redes, de Valdebezón a Brañagallones, 30T 3112 47742, 1319 m, sobre *Fagus sylvatica*, 6-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 105347). **Somiedo**, Valle del Lago, Hayedo, 29T72640 477313, 1350 m, sobre *Fagus sylvatica*, 11-XI-2009, *L. Álvarez* (Hb. Araujo 225). **Guadalajara:** Cantalojas, Parque Natural de Tejera Negra, 30T468645653, 1600 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-III-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 141); id.: valle del río Sorbe, cerca del cauce del río, 30TVL6763, 1600 m, sobre *Fagus sylvatica*, a 2m del suelo, orientación sur, 19-VII-1986, *A.R. Burgaz, I. Burgos & J.M. Cardiel* (MACB 20908). **Huesca:** Belagua, hayedo-abetal entre Belagua y Zaparreta, 30TXN7654, 1500 m, 22-VII-1986, *L. Villar & J. Puigdefabregas* (JACA s. n.). **Borau:** Las Blancas, 30TXN92, 1850 m, ramas de *Pinus sylvestris*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 16); id.: carretera militar a Las Blancas, Pinar, 30TXN9930, 1600 m, troncos y ramas de *Pinus*, 10-VIII-1968, *S. Silvestre* (JACA s. n.). **Oza**, Selva de Oza, Valle de Hecho: 30TXN8645, 1250 m, sobre *Pinus sylvestris*, 18-VII-1973 (JACA 1848); id.: 30T687347449, 1400 m, sobre *Pinus sylvestris*, 18-VII-1973, *X. Llimona* (BCN-Lich 2455); 30TXN86, 1250 m, ramitas de *Pinus* y *Abies*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 11). **Valle de Aspe**, pasado Puerto Somport, Pirineo de Huesca, 30T70025 474199, 1350 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-III-2009, *C. Gómez Ferreras* (Hb. Araujo 128). **León:** Puerto del Pando, 30TUN35, 1300 m, sobre *Quercus petraea*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 2). **Valle de Hormas-Riaño**, 30TUN36, 1400 m, sobre *Quercus petraea*, 7-VII-1990, *A. Terrón* (LEB 2513). **Valle de Mirva-Burón**, 30TUN36, 1300 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-VII-1987, *A. Terrón* (LEB 868). **Lérida:** Adrall, Solana Parroquia de Ortó, 31TCG68, 1100 m, suelo pizarroso, carrascal seco, 13-II-1982, *P. Montserrat & F. Fillat* (JACA s. n.). **La Vansa-Fórnsols**, Sierra del Cadí, Ges, 31TCG7683, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, areniscas y *Quercus pubescens*, 4-VII-1996, *B & M* (Hb. Araujo 155). **Puig de Mitjorn**, Pallars Llusà, 31TCG2369, 580 m: sobre *Quercus* sp., 5-VIII-1984, *A. Gómez-Bolea* (BCN-Lich 3268); id.: sobre *Pistacia terebrintus*, 5-VIII-1984, *A. Gómez-Bolea* (BCN-Lich 3267). **Madrid:** Canencia, Puerto de la Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 30-IV-1973, *A. Crespo* (MAF-Lich. 2485). **Montejo de la Sierra**, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 8-VI-2012, *E. Serriñá* (Hb. Araujo 300); id.: sobre *Quercus petraea*, 8-VI-2012, *E.*

Seriñá (Hb. Araujo 304); id.: sobre *Fagus sylvatica*: 8-VI-2012, *E. Seriñá* (Hb. Araujo 303); id.: IV-1983, *E. Manrique*, *R. Arroyo* & *F. López* (Hb. Ortega 12 y 17). San Lorenzo de El Escorial, La Ermita de El Escorial, Silla de Felipe II, 30TVK09, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-IV-1993, *E. Seriñá* (Hb. Ortega 90). **Navarra**: Ibardin, 30TXN0897, 300 m, sobre *Quercus robur*, 13-VIII-1989, *J. Etayo* (Hb. Etayo 18). Irati, 30T XN46, 950 m, *J. Etayo* (Hb. Etayo 39). Isaba, Roncal, 30TXN8159, 1350 m, sobre *Pinus uncinata*, 17-VII-1973 (JACA 1855). Larra: 30T XN74, 1750 m, sobre *Pinus uncinata* (Hb. Etayo 24); id.: Valle del Roncal, 30T670547456, 1150 m, sobre *Abies alba*, 19-VII-1973, *X. Llimona* (BCN-Lich 2456 y 2457). Quinto Real, 30TXN26, 850 m, sobre *Larix*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 28). Rincón de Belagua, 30T XN74, 1100 m, ramas de *Fagus* y *Abies*, 4-VIII-1985, *J. Etayo* (Hb. Etayo 22). San Cristóbal, 30T XN74, 850 m, ramas de *Cupressus*, 23-X-1985, *J. Etayo* (Hb. Etayo 23). **Salamanca**: Linares de Riofrío, 30TTK59, 950 m, sobre *Castanea sativa*, 4-XI-1979, *B. Marcos* (SALA-L 2050 y 2051). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 27-IX-1981, *B. Marcos* (SALA-L 2037).

3. *Usnea cavernosa* Tuck. in Agassiz

ESPAÑA. Gerona: Collada de Toses, Cerdanya, 31T 416140 4687100, 1700 m, sobre *Abies alba* (BCN-Lich 3262).

4. *Usnea ceratina* Ach.

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes, bosque mixto de roble, castaño y arce, carretera desde el Tozo hacia Les Tables y Frieru, 30T 3051 47927, 681 m: sobre *Castanea sativa*, 5-IX-2012, *E. Seriñá* & *E. Araujo* (MACB 103843); id.: sobre *Quercus robur*, 5-IX-2012, *E. Seriñá* & *E. Araujo* (MACB 103848). **Cádiz**: Jerez de la Frontera, Rus, Carretera C3331, km 37'5, Canuto del Enemigo, 30STF7654, 600, sobre *Quercus suber*, 17-IV-1994, *J. Etayo*, *M. Casares*, *A. Gómez-Bolea* & al. (MA-Lich 5773). Los Barrios, El Mojón, 30STF6713, 140 m, sobre *Quercus suber*, 18-X-1992, *S. Fos* (VAL-Lich 4537). Parque Natural de los Alcornocales, carretera A-375, km 47, Arroyo del Parrón, 30S27139 404934, 103 m, sobre *Quercus canariensis*, 25-VI-2011, *E. Araujo* & *M. Cervera* (Hb. Araujo 264 y 268). Sierra de la Plata, 30STE49, 300 m, muscícola saxícola, 19-I-1983 (SEVF-L 3025). **Cantabria**: Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Quercus petraea*, 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 243, 244, 270, 271, 272 y 273); id.: sobre *Fagus sylvatica*, 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 246 y 248). **Gerona**: Caldes de Malavella: Riera de Reclá, 31TDG8627, 120 m, sobre *Quercus suber*, 11-X-1991, *S. Fos* (VAL-Lich 8462); id.: Ctra. Llagostera-Caldes de Malavella, km 5, 31TDG8831, 100 m, sobre *Quercus suber*, 11-X-1991, *S. Fos* (VAL-Lich 4541 y 10617). La Selva, Torrent d'Aiguafina, Tossa, 31T492846 4623640, 40 m, sobre *Quercus suber*, 23-VI-1984, *M. Boqueras* & *A. Gómez-Bolea* (BCN-Lich 3320). **La Coruña**: Vedra, Pazo Santa Cruz de Rivadulla, 29T54714 473567, 125 m, sobre *Cryptomeria japonica* (cedro japonés), 28-II-2009, *C. Gómez Ferreras* (Hb. Araujo 116). **Málaga**: Cortes de la Frontera, Sierra de los Pinos, Cerro del Alcornocal, 30STF8354, 780 m, sobre *Quercus suber*, 28-VI-1993, *E. Calvo* (VAL-Lich 4664). **Pontevedra**: Xiesta, 29TNG5291, 800 m, sobre *Quercus robur*, 23-VII-1987, *L. Bahillo* (SANT-Lich s. n.).

PORTUGAL. Minho: Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home, 29T57223462839, 740 m, sobre *Quercus robur*: 9-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 31 y 34); id.: 3-IV-2010, *E. Araujo* (Hb. Araujo 238). **Ribatejo**: Setubal, entre Aguas de Moura y Setubal, 29SNC27, 30 m, sobre *Quercus suber*, 18-V-1990, *E. Barreno* & *S. Fos* (VAL-Lich 4578).

5. *Usnea cornuta* Körb.

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes, bosque mixto de roble, castaño y arce, carretera desde el Tozo hacia Les Tables y Frieru, 30T 3051 47927, 681 m: sobre *Castanea sativa*, 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103844); id.: sobre *Quercus robur*, 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103845 y 103846); id.: sobre *Ilex aquifolium*, 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103834). **Barcelona:** Sant Celoni, Serra del Solá, Torrent de Olzinelles, 31TDG5814, 220 m, sobre *Quercus suber*, 10-X-1991, *S. Fos* (VAL-Lich 9997). **Badajoz:** Jerez de los Caballeros, ctra. a Higuera de Vargas, 29SPC8847, 440 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, *S. Fos* (VAL-Lich 10663 y 10019). **Cádiz:** Parque Natural de los Alcornocales, carretera A-375, km 47, Arroyo del Parrón, 30S27139 404934, 103 m, sobre *Quercus canariensis*, 25-VI-2011, *E. Araujo & M. Cervera* (Hb. Araujo 264, 266 y 268). Sierra Peralta, 30STF86, 950 m, 15-I-1984 (SEVF-L 5344). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m: sobre *Quercus petraea*, 6-II-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 244); id.: sobre *Erica* sp., 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 245). **Huelva:** Parque Nacional de Doñana, Palacio del Acebrón, 29S71781411395, 5 m, sobre *Salix atrocinerea*, 7-XII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 239). **La Coruña:** Bosque de Cernadas, 29TNH25, corticícola, 6-XI-1964, *C.P. Gallego* (MA-Lich 2958). Cerceda, 29TNH48, 350 m, sobre *Quercus robur*, 12-VII-1989, *A. García* (SANT-Lich 6254). Frades, Castro Galegos, 29TNH56, 335 m, sobre *Pinus pinaster*, 11-VII-1989, *A. García* (SANT-Lich 6348). Grañas, Mañón, PJ02, 450 m, sobre *Quercus robur*, 20-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6519). Igrexafeita, S. Sadurniño, 29TNJ7917, 280 m, sobre *Pinus pinaster*, 22-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 4624). Mesón do Vento, Canal, 29TPJ01, 420 m, sobre *Quercus robur*, 12-VII-1989, *A. García* (SANT-Lich 6249). **Lugo:** Campo da Cruz, Muras, 29TPJ01, 600 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6507 y 6478). Guitiriz, Parga, 29TNH98, 450 m: sobre *Quercus robur*, 24-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6522); id.: sobre *Pinus pinaster*, 24-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 5003). Lanseiras, Muras, 29TPJ0121, 540 m, sobre *Pinus sylvestris*, 21-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 4625). Palas de Rei, Monte do Porto, próximo a Andemil, 29TNH8847, 480 m, sobre *Betula celtiberica*, 12-I-1991, *J. Etayo, L. Bahillo & M.E. López de Silanes* (SANT-Lich 7561). Villalba, A Charca, 29TPH09, 420 m, 20-III-1992, *G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes* (SANT-Lich 8870). Viveiro, Condomiña, 29TPJ12, 350 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6476). **Navarra:** Bera de Bidasoa, Barrio de Kaule, monte cercano a Larrún, 30TXN09, 500 m, conglomerado, 31-X-1993, *J. Etayo* (MA-Lich 5887). Goizueta, 30TWN97, 155 m, sobre *Quercus robur* (tocón), 9-XI-1986, *J. Etayo* (Hb. Etayo 6). Ibardin, 30TXN0897, 300 m, sobre *Quercus robur*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 4). Leiza, 30TWN87, 625 m, rama de *Quercus robur*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 33). Leizalarrea, 30TWN87, 600 m, tronco de *Quercus robur*, 3-VIII-1986, *J. Etayo* (Hb. Etayo 34). Narbarte, 30TXN07, 250 m, brezo (cara norte), 3-IX-1991, *J. Etayo* (Hb. Etayo 10). Zugarramurdi, 30TXN19, 200 m, sobre *Castanea sativa*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 8). **Orense:** Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, pista hacia Salgueiro, refugio, 29T58304463959, 1035 m, sobre *Pinus sylvestris*, 11-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 182). Carballiño, 29T57650469830, 400 m, sobre *Nerium oleander*, 1-V-2005, *C. Gómez Ferreras* (Hb. Araujo 71). Entrimo, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés: mirador de San Rosendo do Pedreiriño, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, *E. Araujo* (Hb. Araujo 338); id.: Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IV-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 160); id.: sobre *Quercus robur*, 7-IV-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 161); id.: sobre *Pinus pinaster*, 7-IV-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 162 y 163); id.: sobre *Quercus robur*, 13-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 197 y 198); ib.: Embalse de Lindoso, Lantemil, 29T57089463918, 340 m, sobre *Pinus pinaster*, 4-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 53); ib.: Río Pacín, 29T57470464240, 470 m: sobre *Quercus suber*, 8-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 39, 40, 41, 42, 43 y 44); id.: sobre *Alnus glutinosa*, 8-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 45); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 4-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 173); ib.: A Terrachán, O Real, 29T57322464250, 500 m: sobre *Pinus pinaster*, 21-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 11, 12, 13, 14 y 15); id.: sobre peral, 6-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 175). A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m, sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 47 y 48). **Pontevedra:** A Estrada, Pazo de Oca, 29T54954 473270, 150 m, sobre rododendro, 28-II-2009, *C. Gómez Ferreras* (Hb.

Araujo 123). Couso, Coto de Couso, Río Ulla, 29TNH33, 50 m, sobre *Quercus suber*, 12-VI-1982, E. Barreno, A. Crespo & L.G. Sancho (VAL-Lich 8021). Mirador de Lobeira, 29TNH11, 250 m, sobre *Pinus radiata*, 12-VII-1997, M.J. Pérez Alonso (Hb. Ortega 322). Moscoso, 29TNG4286, 300 m, sobre *Pinus pinaster*, 15-VII-1986, L. Bahillo (SANT-Lich 57/3). Vigo, Parque de La Guía, 29TNG27, 75 m, sobre *Quercus robur*, XI-985 (SANT-Lich 313).

PORTUGAL. Beira Litoral: Arrabal, 29S52408 439395, 200 m, sobre *Quercus faginea* x *Q. pyrenaica*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 209). **Estremadura:** Sintra, Castelo dos Mouros, 450 m, sobre epífitos del suelo, 26-X-2005, E. Serriñá & R. Arroyo (Hb. Ortega 423). **Minho:** Melgaço, Fiães, Monasterio de Fiães, 29TNG651618, 650 m, sobre *Quercus robur*, 1-V-2013, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 325). Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home, 29T57223462839, 740 m: sobre *Quercus robur*, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 28, 29, 31, 32, 34 35); id.: sobre *Erica arborea*, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 30); id.: sobre un poste, madera muerta, orientación SW, 9-III-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 33); id.: sobre la parte superior de una roca granítica, en un pequeño claro del bosque, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 36); id.: 760 m: sobre roca granítica, orientación SW, 8-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 178); id.: sobre *Castanea sativa*, árbol aislado, 8-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 179).

6. *Usnea cristatula* Motyka

ESPAÑA. Cádiz: Parque Natural de los Alcornocales, carretera A-375, km 47, Arroyo del Parrón, 30S27139 404934, 103 m, sobre *Quercus canariensis*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera, Hb. Araujo 264).

7. *Usnea dasaea* Stirt.

ESPAÑA. Gerona: Blanes: Bosque del Vilar en Blanes, 31T 481510 4617940, 150 m, sobre *Quercus suber*, *Quercetum suberis*, 23-VII-1951, E. Frey (G 262121 y 262122); id.: Blanes-Tossa, Kokeichnwälder, an der Strasse, 31T 489380 4617550, 80 m, sobre *Cistus monspeliensis*, 9-V-1934, E. Frey (G 122081). La Selva, carretera Vidreres a Llagostera km 17, 31T48522 462757, 120 m, sobre *Quercus suber*, 24-VII-1985, M. Boqueras (BCN-Lich 3854). Massanès, près de la station RENFE Empalme, colline en granit avec *Quercetum suberis*, 31T 471480 4623770, 120 m, troncs et couronnes de *Quercus suber*, NW, 8-V-1950, E. Frey (G 262123).

8. *Usnea dasopoga* (Ach.) Nyl.

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes: Alrededores del lago Ubales y pico Cascayón (cuarcitas), 30T 3083 47747, 1690 m, sobre *Fagus sylvatica*, 8-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 104058 y 104059); id.: hayedo de Redes, de Valdebezón a Brañagallones: 30T 3112 47742, 1319 m, sobre *Fagus sylvatica*, 6-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103973, 104015, 104017, 104020 y 104030); id.: 30T 3118 47747, 1181 m: sobre *Ilex aquifolium*, 6-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 104035); id.: sobre *Crataegus monogyna*, 6-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 104028); ib.: Pueblo de Orlé, senda hacia Pendones, bosque de ribera con fresnos, robles y arces a lo largo del río Orlé, 30T 3129 47847, 780 m: sobre *Quercus robur*, 5-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103931); id.: sobre *Malus* sp., 5-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103937); id.: sobre *Salix caprea*, 5-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103958); ib.: Pueblo de Pendones, senda Vegabaxu, robledal (*Quercus petraea*)

orientación suroeste, 30T 3172 47791, 1026 m: sobre vallas de *Castanea sativa*, 7-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103801); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103802). **Ávila:** Mazalinos, Sierra del Tremedal, 30TTK76, 1200 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VI-1992, I. Ibáñez (MA-Lich 4849). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Erica* sp., 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 245). **Guadalajara:** Cantalojas, Parque Natural de Tejera Negra, 30T4684565, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-III-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 136). **Guipúzcoa:** Bergara, Elosumendi, cerca de antena de televisión, W-280, muy húmedo, 30TWN47, 800 m, sobre *Larix* sp. (plantación de alerce japonés), 13-XI-1983, B. Aguirre (MAF-Lich. 1575). **Huesca:** Valle de Aspe, pasado Puerto Somport, Pirineo de Huesca, 30T70025 474199, 1350 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-III-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 129). **Lérida:** La Vansa-Fórnsols, Sierra del Cadí, Ges, 31TCG7683, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, areniscas y *Quercus pubescens*, 4-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 155). **Montellá**, Sierra del Cadí, camino al refugio de Prat d'Aguiló, 31TCG9387, 1600 m, suelo, sobre *Pinus sylvestris*, 2-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 152 y 153). **León:** Folgo del Monte, 29TQH10, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-VIII-1988, A. Terrón (LEB 2142). **Puerto de Ancares**, 29TPH84, 1500 m, sobre *Salix*, 11-IX-1988, A. Terrón (LEB 934). **Valle de Hormas-Riaño**, 30TUN36: 1425 m, sobre *Quercus petraea*, 8-IX-1993, A. Terrón (LEB 2746); id.: 1400 m: sobre *Fagus sylvatica*, 7-VII-1990, A. Terrón (LEB 2584); id.: sobre *Quercus petraea*, 7-VII-1990, A. Terrón (LEB 2513). **Puerto Panderrueda**, 30TUN47, 850 m, sobre haya, 11-VIII-1985, D. Díaz Moral (MA-Lich 4102). **Lugo:** Ancares, 29TPH74, 1500 m, 20-VI-1992, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8868). **Cabaniños**, Ancares, 29TPH74, 850 m, sobre *Corylus avellana*, 8-V-1981 (SANT-Lich 1205). **Fonsagrada**, Pedreira, 29TPH57, 900 m, sobre *Betula celtiberica*, 19-VIII-1985, C. P. Valcárcel (SANT-Lich 7900). **Madrid:** Montejo de la Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m, sobre *Fagus sylvatica*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 303). **Navarra:** Aralar, 30TWN85, sobre *Fagus sylvatica*, J. Etayo (Hb. Etayo 30). Orbaiceta, Irati: 30T XN46, 950 m, sobre *Abies alba*, 11-VIII-1985, J. Etayo (Hb. Etayo 36 y 38); id.: 30T651 4761, 1000 m, hayedo-abetal, 1-XI-2003, E. Serriñá (Hb. Araujo 74 y 75). San Miguel de Aralar: 30TWN85, 1200 m, ramas de *Fagus sylvatica*, J. Etayo (Hb. Etayo 37); id.: Puterri, 30TWN85, 1200 m, sobre *Fagus sylvatica*, J. Etayo (Hb. Etayo 19). **Orense:** A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m, sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 47). Queguas, ruta al Dolmen, 29T57331464760, 1050 m: sobre la parte superior de un muro de granito cubierto de musgo, expuesto, 12-VIII-2008, E. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 19 y 27); id.: sobre *Quercus robur*, 12-VIII-2008, E. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25 y 26); id.: sobre la parte superior de un muro granítico cubierto de musgo, bajo el dosel arbóreo, 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 205); id.: sobre *Quercus robur*, 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 199, 200 y 201). **Soria:** San Leonardo de Yagüe, Cañón del Río Lobos, Alto de la Sima, Sima Mz 21, 30T4925 46251, 1100 m, sobre *Pinus nigra*, 31-VII-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 251). **Teruel:** Bronchales, carretera A2515, km 30, hacia Teruel, cerca del roble viejo, 30TXK244879, 1375 m, sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 4-IX-2010, E. Llop (BCN-Lich 17623). Noguera de Albarracín, hacia Orihuela del Tremedal, carretera A1512, área recreativa Peña del Castillo, pitón dacítico, 30TXK159808, 1580 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3-IX-2010, E. Llop (BCN-Lich 17521).

PORTUGAL. Minho: Várzea Travessa, Castro Laboreiro, Melgaço, Viana do Castelo, 29T 56968 465497, 969 m, sobre *Quercus robur*, 9-IX-2014, E. Araujo & E.M. Díaz (Hb. Araujo 3).

9. *Usnea diplotypus* Vain.

ESPAÑA. Ávila: El Tiemblo, Castañar de El Tiemblo, 30T37126 446829, 1120 m, sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 281). **Huesca:** Valle de Aspe, pasado Puerto Somport, Pirineo de Huesca, 30T70025 474199, 1350 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-III-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 133). **Navarra:** Irati, 30T XN46, 950 m (Hb. Etayo 39). **Salamanca:** Béjar, 30TTK67,

1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2004). **Valladolid:** Embalse de la Sta. Espina-Castromonte, 30TUM2825, 750 m, sobre *Quercus rotundifolia*, A. Úbeda & A. Terrón (LEB s. n.).

10. *Usnea erinacea* Vain.

PORTUGAL. Beira Litoral: Bussaco, 540 m, VI-1883, Loureiro (COI s. n.). Vale do Marnel, proximidades de Valongo do Vouga, 70 m, sobre o ritidoma de *Quercus suber*, IV-1946, dos Reis (LISU s. n.). **Douro Litoral:** Fânzeres, 29T5397 54472, 150 m, 1898, Newton (PO s. n.). Valongo, 300 m, VI-1879, Newton (PO s. n.). **Minho:** Caldas do Gerês, 750 m: 1842–1850, Welwitsch (BM-M s. n.); id.: ad trunks vetust. *Quercus pubescenti*, IX-1848, Pereira Coutinho (L s. n.). Leça da Palmeira, 20 m, sobre *Pinus pinaster*, I-1946, Fonseca (LISU s. n.). Serra de Arga, 500 m, G. Sampaio (PO s. n.).

11. *Usnea esperantiana* P. Clerc

ESPAÑA. Cáceres: Cabezuela del Valle, Valle del Jerte, Garganta de los Infernos, 30T26745 445618, 823 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-IV-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 253 y 254). **Cádiz:** Parque Natural de los Alcornocales, carretera A-375, km 47, Arroyo del Parrón, 30S27139 404934, 103 m, sobre *Quercus canariensis*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 265 y 268). **Castellón:** Azuebar, Sierra de Espadán, Mosquera, umbría de la Peña Blanca, 30SYK2517, 730 m, sobre *Quercus suber*, 16-IX-1999, S. Fos, P. Temple & E. Barreno (VAL-Lich 10593 y 10979). El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXK7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, S. Fos & A. Calatayud (VAL-Lich 11286). **Guadalajara:** Parque Natural Alto Tajo, Salto de Poveda, 30T58636450040, 1085 m, sobre *Quercus faginea*, 12-VII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 168). **Huelva:** Parque Nacional de Doñana, Palacio del Acebrón, 29S71781411395, 5 m, sobre *Salix atrocinerea*, 7-XII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 239 y 240). **La Coruña:** Castro Galegos, Frades, 29TNH56, 335 m, sobre *Pinus pinaster*, 11-VII-1989, A. García (SANT-Lich 6348). **Lugo:** Guitiriz, Parga, 29TNH98, 450 m, sobre *Pinus pinaster*, 24-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5003). Monforte de Lemos, 29TPH20, 340 m, sobre *Castanea sativa*, I-1986 (SANT-Lich 6367). **Murcia:** Rambla de Roy, Sierra de Carrascoy, 30SXG51, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 4-XII-1983, P. Torrente (Murcia s. n.). **Navarra:** Zugarramurdi, 30TXN19, 200 m, sobre *Sambucus nigra*, J. Etayo (Hb. Etayo 9). **Orense:** A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m: sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 47, 48 y 49); id.: sobre *Crataegus monogyna*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 51 y 52). Entrimo: Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, mirador de San Rosendo do Pedreirinho, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 329 y 337); id.: Embalse de Lindoso, Lantemil, 29T57089463918, 340 m, sobre *Pinus pinaster*, 4-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 53); id.: A Terrachán, 29T57303464282, 500 m, sobre *Ficus carica*, 11-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 167). **Pontevedra:** Marín, 29TNG29, 150 m, sobre ciruelo, L. Crespi (MA-Lich 2959). Vigo, Parque de La Guía, 29TNG27, 75 m, sobre *Tilia* sp, I-1985 (SANT-Lich 390). Villagarcía de Arosa, Pazo Ruvianes, 29T52198 471396, 80 m, sobre rododendro, 1-III-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 120, 121 y 122). **Salamanca:** El Cerro, 30TTK56, 950 m, sobre *Prunus dulcis*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2026). El Maíllo, 29TQE39, 1050 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1948). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2355).

PORTUGAL. Algarve: Monchique, Sierra de Monchique, subida a Foia, 29SNB3529, 780 m, brezal y jaras, rocas graníticas, 8-XII-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 340). **Alto Alentejo:** Bencatel, Sierra de Ossa, 29SPC2983, 280 m, sobre *Quercus suber*, en pizarras, 10-XII-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 343). **Beira Litoral:** Arrabal, 29S52408 439395, 200 m, sobre *Quercus faginea* x *Q. pyrenaica*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 209); id.: sobre *Olea europaea*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 210). Batalha, EcoParque Sensorial da Pia do Urso, 29S 52439 438322, 430 m: sobre

Olea europaea, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 207); id.: sobre *Quercus faginea*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 211, 212, 213, 214 y 215). **Minho:** Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home, 29T57223462839, 740 m, sobre *Quercus robur*, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 34).

12. *Usnea flammea* Stirt.

ESPAÑA. **Álava:** Altube, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica* junto con *Usnea fulvareagens* (en ramas), esta especie es abundante en un tronco orientado al N en toda su extensión, J. Etayo (MAF-Lich. 1551). **Asturias:** Redes, Parque Natural de Redes, bosque mixto de roble, castaño y arce. Carretera desde el Tozo hacia Les Tables y Frieru, 30T 3051 47927, 681 m, sobre *Quercus robur*, 5-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103847 y 103849). **Badajoz:** Jerez de los Caballeros: ctra. Zahinos-Higuera de Vargas, km 3, 29SPC7746, 300 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 11347); Id.: ctra. a Higuera de Vargas, 29SPC8847, 440 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 10664). **Cádiz:** Pico Aljibe, 30STF64, 1000 m, 28-X-1983 (SEVF-L 5345). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Quercus petraea*, 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 243). **La Coruña:** Cabanas, Ombre, 29TNH, 200 m, sobre *Pinus pinaster*, 22-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5111). Grañas, Mañón, PJ02, 450 m, sobre *Quercus robur*, 20-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6519). Ordes, 29TNH85, 300 m, sobre *Quercus robur*, 11-VII-1989, A. García (SANT-Lich 6234). Portomouro, 29TNH25, 15 m, 4-XI-1964, C.P. Gallego (MA-Lich 2957). Vedra, Pazo Santa Cruz de Rivadulla, 29T54714 473567, 125 m, sobre *Cryptomeria japonica* (cedro japonés), 28-II-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 116, 117 y 118). **Lugo:** Campo da Cruz, Muras, 29TPJ01, 600 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6478 y 6507). Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre tocones de *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 154). Villalba, A Charca, 29TPH09, 420 m, 20-III-1992, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8870). **Navarra:** Goizueta, 30TWN97, 155 m, tocón de *Quercus robur*, 9-XI-1986, J. Etayo (Hb. Etayo 5 y 6). Ibardin, 30TXN0897, 300 m, sobre *Quercus robur*, 13.VIII-1989, J. Etayo (Hb. Etayo 18). Leiza, 30TWN87, 625 m, rama de *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 33). Leizalarrea, 30TWN87, 600 m, tronco de *Quercus robur*, 3-VIII-1986, J. Etayo (Hb. Etayo 27 y 34). Mendaur, 30TXN07, 750 m, sobre *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 29). Narbarte, 30TXN07, 250 m: pared orientada al Norte, 3-XI-1991, J. Etayo (Hb. Etayo 14); id.: paredes de arenisca, 1-I-1990, J. Etayo (Hb. Etayo 13). Zugarramurdi, 30TXN19, 200 m, sobre *Sambucus nigra*, J. Etayo (Hb. Etayo 9). **Orense:** Entrimo: Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xurés, ruta ecuestre, río Agro, 29T57162464286, 430 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 160); id.: sobre *Quercus robur*, 13-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 198); ib.: río Pacín, 29T57470464240, 470 m, sobre *Quercus suber*, 8-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 41, 42 y 43); id.: A Terrachán, O Real, 29T57322464250, 500 m, sobre *Pinus pinaster*, 21-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 13 y 15). **Pontevedra:** A Estrada, Pazo de Oca, 29T54954 473270, 150 m, sobre rododendro, 28-II-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 123). Laxe, 29TNG58, 600 m, sobre *Quercus robur*, 23-VII-1987, L. Bahillo (SANT-Lich 193). Mirador de Lobeira, 29TNH11, 250 m, sobre *Pinus radiata*, 12-VII-1997, M.J. Pérez Alonso (Hb. Ortega 314, 315, 316, 317, 319, 320, 321, 323 y 324). Moscoso, 29TNG4286, 300 m, sobre *Pinus pinaster*, 15-VII-1986, L. Bahillo (SANT-Lich 57/3). **Valencia:** Serra, Serra Calderona, Montañas de Porta-Coeli, barranco Saragutillo, pie de monte, orientación SSE, 30SYJ1799, 550 m, sobre *Quercus suber*, 8-III-1992, M. A. Codoñer & S. Fos (VAL-Lich 10577).

PORTUGAL. **Minho:** Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home: 29T57223462839, 740 m, sobre *Quercus robur*, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 28, 29, 32, 34, 176 y 177); id.: 29T57223462884, 760 m, sobre *Castanea sativa*, árbol aislado, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 37). Viana do Castelo, Várzea Travessa, Castro Laboreiro, Melgaço, 29T NG692546, 800 m, sobre *Quercus robur*, 8-IX-2014, A. Fontecha, B. Gutiérrez & C. Rodríguez (Hb. Araujo 78).

13. *Usnea flavocardia* Räsänen

ESPAÑA. Albacete: Riópar, Umbría Fuente de las Raigadas, 30SWH45, 1400 m, sobre *Quercus pyrenaica*, orientación NW, 17-IX-1984, P.P. Moreno, J.M. Egea & P. Torrente (MUB-Lich C12-S22). **Cádiz:** Parque Natural de los Alcornocales, carretera A-375, km 47, Arroyo del Parrón, 30S27139 404934, 103 m, sobre *Quercus canariensis*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 265). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Erica* sp., 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 245). **Castellón:** Villamalur, Sierra de Espadán, Alto de Muza, 30SYK2025, 820 m, sobre *Quercus suber*, 15-III-1998, S. Fos & M. A. Codoñer (VAL-Lich 10589). **Lugo:** Guitiriz, Parga, 29TNH98, 450 m, sobre *Pinus pinaster*, 24-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5003). **Vilar**, Sierra del Caurel, 29TPH4612, 450 m, sobre *Castanea sativa*, 9-I-990, J. Álvarez (SANT-Lich 8645). **Villalba:** A Charca, 29TPH09, 420 m, 20-III-1992, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8883); id.: Lanzós, 29TPH09, 450 m, sobre *Pinus pinaster*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5086). **Viveiro**, Condomiña, 29TPJ12, 350 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6476). **Navarra:** Leizalarrea, 30TWN87, 600 m, sobre *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 27). **Orense:** A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m: sobre muro granítico, a 3 m del suelo, orientación E, expuesto, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 50); id.: sobre *Crataegus monogyna*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 51); id.: sobre *Castanea sativa*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 52). **Entrimo:** A Terrachán, 29T57325464255, 500 m, sobre peral, 6-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 175); id.: Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xurés, Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m, sobre *Quercus robur*, 13-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 197); id.: Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, mirador de San Rosendo do Pedreirinho, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 329 y 337); id.: Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, Caldos (Santa María), carretera hacia Reparde, 29T58273464404, 700 m, sobre *Castanea sativa*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 194 y 196); id.: Río Pacín, 29T57470464240, 470 m: sobre *Quercus suber*, 8-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 42); id.: sobre *Alnus glutinosa*, 8-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 45); id.: sobre *Acacia dealbata*, 4-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 174). **Maside**, 29T58060469609, 375 m, sobre *Quercus robur*, 25-IX-2008, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 60). **Pontevedra:** A Estrada, Pazo de Oca, 29T54954 473270, 150 m, sobre rododendro, 28-II-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 123). **Cuenca del Giesta**, 29TNG5746, 675 m, sobre *Erica arborea*, 8-VIII-1986, L. Bahillo (SANT-Lich 162/6). **Gaxate-Berducido**, 29TNG4895, 350 m, sobre *Quercus robur*, 3-VIII-1986, L. Bahillo (SANT-Lich 120/10). **Villagarcía de Arosa**, Pazo Ruvianes, 29T52198 471396, 80 m, sobre rododendro, 1-III-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 120, 121 y 122). **Salamanca:** Mogarraz, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 1-X-1981, B. Marcos (SALA-L 290).

PORTUGAL. Beira Litoral: Arrabal, 29S52408 439395, 200 m, sobre *Quercus faginea* x *Q. pyrenaica*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 209 y 210). Batalha, EcoParque Sensorial da Pia do Urso, 29S 52439 438322, 430 m, sobre *Quercus faginea*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 211, 212, 213, 214 y 215). **Minho:** Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home, 29T57223462839, 740 m: sobre la parte superior de una roca granítica, en un pequeño claro del bosque, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 36); id.: sobre roca granítica, orientación SW, 8-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 178).

14. *Usnea florida* (L.) F.H. Wigg.

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes: Pueblo de Orlé, senda hacia Pendones, bosque de ribera con fresnos, robles y arces a lo largo del río Orlé, 30T 3129 47847, 780 m: sobre *Salix caprea*, 5-IX-

2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103934); id.: sobre *Malus* sp., 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103935); id.: sobre *Pyrus* sp., 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103957); ib.: Pueblo de Pendones, senda Vegabaxu, robledal (*Quercus petraea*) orientación suroeste, 30T 3172 47791, 1026 m: sobre vallas de *Castanea sativa*, 7-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103803 y 103804); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103808). **Cantabria:** Comunidad de Campoo de Cabuérniga, río Saja, monte de la Canal del Infierno, 90TUN9372, 850 m, sobre *Fagus sylvatica*, 1-IV-1994, *G. Aragón, I. Martínez & Rojas* (MACB 56243). Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m: sobre *Quercus petraea*, 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 241); id.: sobre *Fagus sylvatica*, 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 246, 247 y 248). **Lugo:** Ancares: Sierra de Ancares, 29TPH73, 800 m, sobre *Quercus robur*, 28-VII-2008, *R. Arroyo & J.J. Pérez* (Hb. Araujo 4 y 5). Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre *Pinus radiata*, 20-XI-1994, *F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá* (Hb. Ortega 156, 157, 158, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 174, 176, 177, 178, 179, 181 y 182). Moreda, Sierra del Caurel, 29TPH52, 950 m, sobre ramas de frutales, 7-IV-1974, *R. Carballal* (MACB 8527). Pedreiras, Muras, 29TPJ01, 650 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, *A. García* (SANT-Lich 6502). **Navarra:** Irati: 30T XN46, 950 m (Hb. Etayo 39); id.: mirador de Ariztokia sobre el río Irati, 30TXN35, 800 m, sobre *Quercus petraea*, 4-XI-1995, *J. Palá Paúl* (Hb. Ortega 377 y 378). Iribas, 30TWN85, 600 m, sobre *Quercus robur*, 19-II-1987, *N. Goicoechea* (Hb. Etayo 3). Lecumberri, 30TWN96, 650 m, 3-VI-1971, *E. Fuertes* (MACB 43202). **Orense:** Aceredo, A Escusalla, 29T57131463754, 430 m, sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 47, 48 t 49). Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, pista hacia Salgueiro, refugio, 29T58304463959, 1035 m, sobre *Betula* sp., 11-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 185). Caldos (Santa María), Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, carretera hacia Reparde, 29T58273464404, 700 m: sobre *Quercus robur*, 11-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 189 y 190); id.: sobre *Castanea sativa*, 11-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 191, 192, 193 y 196). Campobecerros, 29TPG35, 450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 180VI-980, *A. Crespo* (MAF-Lich. 1577). El Invernadero, 29TPG36, 1000 m, VIII-1927, *L. Crespí* (MA-Lich 2956). Entrimo, Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xurés: Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IV-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 160); id.: Río Pacín, 29T57470464240, 470 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 4-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 173); sobre *Quercus suber*, 8-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 40 y 41); ib.: mirador de San Rosendo do Pedreiriño, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, *E. Araujo* (Hb. Araujo 327, 336 y 339). Invernadeiro: 29TPG36, 1000 m, sobre *Quercus robur*, 21-VI-1973, *S. Castroviejo & A. Crespo* (MAF-Lich. 1576); id.: Prado-Invernadeiro, 29TPG36, 1200 m, 12-VII-1979 (SANT-Lich 1208). Queguas, ruta al Dolmen, 29T57331464760, 1050 m: sobre la parte superior de un muro granítico cubierto de musgo, bajo el dosel arbóreo, 15-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 206); id.: sobre *Quercus robur*, 15-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 203 y 204). **Pontevedra:** Campelo, 29TNG5848, 25 m, sobre *Quercus robur*, 8-VIII-1985, *L. Bahillo* (SANT-Lich 184/6). Carboeiro, 29TNH63, 350 m, sobre *Quercus robur*, 11-II-1978 (SANT-Lich 1211). **Salamanca:** Linares de Riofrío, 30TTK59, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 12-IV-1981, *B. Marcos* (SALA-L 1960). Martiago, 29TQE18, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 1-V-1981, *B. Marcos* (SALA-L 2021). Navasfrías, 29TPE86, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, *M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos* (SALA-L 1963). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-III-1981, *B. Marcos* (SALA-L 1961). Villasrubias, 29TQE06, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*: 13-II-1983, *B. Marcos* (MACB 16720; MAF-Lich. 2981); id.: 17-III-1981, *B. Marcos* (SALA-L 1959 y 1964).

PORTUGAL. Minho: Melgaço, Parque Natural Peneda-Gerês, Lamas de Mouro, 42°00'24.4"N 8°12'27.0"W, 880 m, *E. Araujo* (Hb. Araujo 312). Peneda: Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home, 29T57223462839, 740 m, sobre *Quercus robur*, 8-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 177); id.: Serra da Peneda, carretera hacia Castro Laboreiro, 29T57021465180, 900 m, sobre *Quercus robur*, 10-IV-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 164, 165 y 166). **Trás os Montes e Alto Douro:** Nogueira, Sierra de Nogueira,

29T6787 46250, 1060 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 20-II-2005, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 306). Rebordãos, Sierra de Nogueira, 29TPG786267, 1050 m, sobre *Betula alba*, 6-IX-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 345).

15. *Usnea fulvoreagens* (Räsänen) Räsänen

ESPAÑA. Badajoz: Jerez de los Caballeros, Ctra. a Higuera de Vargas, 29SPC8847, 440 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4629-A y 10015). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Quercus petraea*, 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 243). **Castellón:** El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, S. Fos & A. Calatayud (VAL-Lich 11289). **Cuenca:** Pinar de Valsalobre, proximidades de las simas Juan Herranz I y II, 30T57175449923, 1385 m, sobre madera muerta, 31-X-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 223). **Huelva:** La Suerte, Sierra Navahermosa, 29SQC0400, 680 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4640-A). **Jaén:** Montizón, Venta de los Santos, cerca del embalse del río Dañador, 38°24'N 3°2'W, 700 m, sobre tronco y ramas de *Quercus faginea*, 24-VII-2011, B. Zamora & J.C. Zamora (Hb. Araujo 260). **La Coruña:** Xora, Coirós, 29TNH68, 300 m, sobre *Pinus pinaster*, 22-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5083). **Lugo:** Ancares, 29TPH74, 1500 m, 20-VI-1996, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8874). Fonsagrada, Río Viladongo, 29TPH57, 950 m, sobre *Betula celtiberica*, 31-VII-1988, C.P. Valcárcel (SANT-Lich 7902). Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m: sobre tocones de *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 153); id.: sobre *Pinus radiata*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 175 y 180). Lanzós, Villalba, 29TPH09, 450 m, sobre *Pinus pinaster*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5086). Monforte de Lemos, 29TPH20, 340 m, sobre *Castanea sativa*, I-1986 (SANT-Lich 6367). Rogueira, Sierra del Caurel, hayedo, 29TPH51, 950 m, sobre *Fagus sylvatica*, 9-IV-1974, R. Carballal (MACB 8574). **Navarra:** Leizalarrea, 30TWN87, 600 m, sobre *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 25 y 27); id.: sobre *Larix*, J. Etayo (Hb. Etayo 26). Quinto Real, 30TXN26, 850 m, sobre *Larix*, J. Etayo (Hb. Etayo 28). **Orense:** A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m, sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 46 y 49). Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, pista hacia Salgueiro, refugio, 29T58304463959, 1035 m, sobre *Pinus sylvestris*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 181 y 182). Bemposta, 29TPG34, 275 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 17-VI-1980, A. Crespo (MAF-Lich. 1549). Entrimo, Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xurés: Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 160); id.: sobre *Pinus pinaster*, 7-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 162); ib.: mirador de San Rosendo do Pedreiriño, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 328, 336 y 339); ib.: río Pacín, 29T57470464240, 470 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 173). Maside, 29T58060469609, 375 m, sobre *Quercus robur*, 25-IX-2008, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 56 y 57, 58, 59 y 60). Reparde, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, Caldos (Santa María), carretera hacia Reparde, 29T58273464404, 700 m: sobre *Quercus robur*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 189 y 190); id.: sobre *Castanea sativa*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 191, 192, 194 y 195). **Pontevedra:** Barragán, 29TNG4835, sobre *Quercus robur*, 29-VII-1981, L. Bahillo (SANT-Lich s. n.). Couso, Coto de Couso, Río Ulla, 29TNH33, 50 m, sobre *Quercus suber*, 12-VI-1982, E. Barreno, A. Crespo & L.G. Sancho (VAL-Lich 8022). Moscoso, 29TNG48, 300 m (SANT-Lich 52). **Salamanca:** El Maíllo, 29TQE39, 1050 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2014 y 2045). Sequeros, 29TQE58, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3-VI-1982, B. Marcos (SALA-L 1983). **Toledo:** Los Navalucillos, Montes de Toledo, Las Becerras, Arroyo del Chorro, 30SUJ5779, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 26-III-1995, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7261). San Pablo de los Montes, Las Navillas, Montes de Toledo, Arroyo del Marchés, 30SUJ8177, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*; melojar, 5-I-1995, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7246).

PORTUGAL. Baixo Alentejo: Odemira, 29SNB45, 50 m, sobre *Quercus suber*, 7-V-1995, C. Gómez Ferreros (Hb. Ortega 270, 273 y 274). **Beira Litoral:** Batalha, EcoParque Sensorial da Pia do Urso, 29S 52439 438322, 430 m, sobre *Quercus faginea*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 212). **Minho:** Melgaco, Fiães, Monasterio de Fiães, 29TNG651618, 650 m, sobre *Quercus robur*, 1-V-2013, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 325). Lamas de Mouro, P.N. Peneda-Gerês, centro de interpretación del parque, 29T NG665544, 800 m, sobre *Betula pendula*, 8-IX-2014, A. Fontecha, B. Gutiérrez & C. Rodríguez (Hb. Araujo 82).

16. *Usnea glabrata* (Ach.) Vain.

ESPAÑA. Albacete: Riópar: Lago de las Truchas, 30SWH46, 1100 m, sobre *Pinus nigra*, Tronco, orientación N, a 170 cm del suelo, 26-V-1984, P.P. Moreno, J.M. Egea & P. Torrente (MUB-Lich C5-S27); id.: Chorros del río Mundo, 30SWH46, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, orientación W, 26-V-1984, P.P. Moreno, J.M. Egea & P. Torrente (MUB-Lich C6-S24). **Alicante:** Alcoy, Parc Natural de la Font Roja, Playa dels Gallers, 30SYH1482, 1190 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 4-XII-1991, S. Fos (VAL-Lich 11141). **Ávila:** Aliseda de Tormes, El Canalizo, Ladera N, 30TTK96, 1200 m, sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 19-I-1992, I. Ibáñez (MA-Lich 4855). Mazalinos, Sierra del Tremedal, 30TTK76, 1200 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VI-1992, I. Ibáñez (MA-Lich 4851). Navamojada, Caseta de los Frailes, ladera S, 30TTK96, 1100 m, sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 10-VI-1992, I. Ibáñez (MA-Lich 4852). **Cáceres:** Casas de Palomero, Sierra de Santa Bárbara, 29TQE3464, 490 m, sobre *Quercus suber*, 8-VIII-1990, S. Fos (VAL-Lich 4632). Puerto de San Martín, 29TPE85, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos (SALA-L 1951). **Castellón:** El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, S. Fos & A. Calatayud (VAL-Lich 11288 y 11289). **Cuenca:** Pinar de Valsalobre, proximidades de las simas Juan Herranz I y II, 30T57175449923, 1385 m, sobre madera muerta, 31-X-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 223). **Guadalajara:** Parque Natural Alto Tajo, Salto de Poveda, 30T28634450057, 1085 m, sobre *Quercus faginea*, 12-VII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 169). **Huelva:** Galaroza, Sierra Navahermosa, La Suerte, 29SQC0400, 680 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4630-B). **Jaén:** Montizón, Venta de los Santos, cerca del embalse del río Dañador, 38°24'N 3°2'W, 700 m, sobre tronco y ramas de *Quercus faginea*, 24-VII-2011, B. Zamora & J.C. Zamora (Hb. Araujo 259). **Lérida:** Adrall, Solana Parroquia de Ortó, 31TCG68, 1100 m, suelo pizarroso, carrascal seco, 13-II-1982, P. Montserrat & F. Fillat (JACA s. n.). **Lugo:** Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre *Pinus radiata*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 173). **Madrid:** Canencia, Puerto de La Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 283). Manzanares El Real, La Pedriza, Ruta del Cancho de los Muertos, 30T42433 451209, 1150 m, sobre *Cistus*, 21-II-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 112 y 113). Embalse del Río-Sequillo, 30TVL43, 1020 m, 10-VIII-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 124 y 125). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m: sobre *Quercus faginea*, 20-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 97, 98, 99 y 105); id.: sobre *Quercus ilex*, 20-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 93); id.: sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 22-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 103); id.: sobre *Quercus faginea*, 22-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 104, 105 y 106). **Murcia:** Rambla de Roy, Sierra de Carrascos, 30SXG51, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 10-II-1979, X. Llimona (MUB-Lich s. n.). **Palencia:** Velilla del Río Carrión, cueva de Honseca, 30T34820 474520, 1500 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-X-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 293). **Salamanca:** Béjar, 30TTK67, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1943). Casillas de Flores, 29TPE9, 825 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1949). Cerceda de la Sierra, 29TQE49, 1000 m, sobre *Quercus faginea*, 16-XII-1979, B. Marcos (SALA-L 1952). El Cabaco, 29TQE49, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 26-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 1946). El Cerro, 30TTK56, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1947). El Maíllo, 29TQE39, 1050 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1948). El Zarzoso, 29TQE49, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1983, B. Marcos (SALA-L 274). Fuenteguinaldo, 29TPE97, 835 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 14-V-1982, B. Marcos (SALA-L 444). Las

Batuecas, Monasterio, 29TQE48, 650 m, sobre *Cupressus lusitanica*, 8-II-1981, B. Marcos (SALA-L 1944). Mogarraz, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 31-I-1981, B. Marcos (SALA-L 1953). Monsagro, 29TQE38, 1050 m, sobre *Pinus pinaster*, 28-X-1984, B. Marcos (SALA-L 1413). Navasfrías, 29TPE86, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1950). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1945). Puerto de la Vallejera, 29TTK70, 1220 m, sobre *Pinus sylvestris*, 7-VI-1982, B. Marcos (SALA-L 789). Serradilla del Arroyo, 29TQE28, 900 m, sobre *Pinus pinaster*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1856). Vallejera, 30TTK67, 1220 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 7-VI-1981, B. Marcos (SALA-L 2192). Villasrubias, 29TQE06, 850 m, pinar-robleal; sobre *Pinus sylvestris*, 13-XI-1983, B. Marcos (SALA-L 180). **Teruel:** Bronchales, carretera A2515, km 30, hacia Teruel, cerca del roble viejo, 30TXK244879, 1375 m, sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102339). **Zamora:** Muelas de los Caballeros, 29T72070 466795, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 14-V-2005, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 72). Puebla de Sanabria, Laguna de los Peces, 29T68766 467160, 1700 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-IV-2012, E. Araujo, J. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 295).

17. *Usnea glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. ex Räsänen

ESPAÑA. **Ávila:** El Tiemblo, Castañar de El Tiemblo, castaño centenario, 30T37126 446829, 1120 m: sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 282, 283 y 284); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 276). Mazalinos, Sierra del Tremedal, 30TTK76, 1200 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VI-1992, I. Ibáñez & A.R. Burgaz (MACB 52712). **Granada:** Huetor-Sierra, Parque natural de Huetor, 30SVG63, 1350 m, sobre *Pinus pinaster*, 30-IV-1998, C. Fernández (Hb. Ortega 300). **Guadalajara:** El Cardoso de la Sierra, 30T46032454938, 1275 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 23-XI-2008, E. Araujo & L. Álvarez (Hb. Araujo 90). Cantalojas, valle del río Sorbe, 30TVL86, 1600 m, sobre *Fagus sylvatica*, 1'5 m del suelo, 25-XI-1984, A.R. Burgaz & I. Burgos (MACB 20909). Selas, Quejigar de Selas, 30TWL73, 1250 m, sobre quejigo, 18-IV-1997, E. Serriñá (Hb. Ortega 341). **León:** Carucedo, 29TPH80, 600 m, sobre *Quercus suber*, 4-I-1994, A. Terrón (LEB 2026). **Lérida:** L. Montellá, Sierra del Cadí, camino al refugio de Prat d'Aguiló, 31TCG9387, 1600 m, suelo, sobre *Pinus sylvestris*, 2-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 152). **Lugo:** Ancares, Sierra de Ancares, 29TPH73, 800 m, sobre *Quercus robur*, 28-VII-2008, R. Arroyo & J.J. Pérez (Hb. Araujo 6). Cabaniños, Ancares, 29TPH74, 850 m, sobre *Corylus avellana*, 8-V-1981 (SANT-Lich 1215). **Madrid:** Bocigano, cerca de Cardoso de la Sierra, 30TVL65, sobre *Quercus pyrenaica*, 7-XI-1993, E. Serriñá (Hb. Ortega 78). Buitrago de Lozoya, Embalse de Riosequillo, 30TVL43, 1020 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 16-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 47). Bustarviejo, 30TVL42, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, S. Ortega (Hb. Ortega 87). Canencia, Puerto de La Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Pinus sylvestris*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 277 y 294). Manzanares El Real, La Pedriza, Ruta del Cancho de los Muertos, 30T42433 451209, 1150 m, sobre *Cistus*, 21-II-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 112 y 113). Montejo de La Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m: sobre *Erica arborea*, 8-VI-2012, E. Serriñá, (Hb. Araujo 302); id.: sobre *Quercus petraea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 305). San Lorenzo de El Escorial, Ermita de la Virgen de Gracia, bosque de La Herrería, 30T40223 449196, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica* (zona basal), 16-II-2009, P. Marín & A. Ventre (Hb. Araujo 125, 126 127). San Martín de Valdeiglesias, Casa Forestal, Cerro de San Juan, 30TUK86, 800 m, sobre *Quercus rotundifolia*, orientación NW, 7-VI-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 110). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m, sobre *Quercus ilex*, 20-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 96). Valle de El Páular, camino a las Cascadas del Purgatorio, 30T42753 452287, 1300 m, entre el musgo al borde del camino, 2-IV-2011, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 331). **Málaga:** Parauta, Parque Natural Sierra de las Nieves, pinsapar de las Escaleras, 30SUF183598, 1150 m, sobre *Abies pinsapo* y *Pinus halepensis*, 10-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 315). Ronda, Parque Natural Sierra de las Nieves, subida desde el área recreativa de los Quejigales a la cañada del Cuervo, 30SUF172625, 1350 m, sobre *Pinus pinaster*, *Abies pinsapo* y

Crataegus monogyna, 10-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 318). **Orense:** Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, pista hacia Salgueiro, 29T58347463957, 1120 m, sobre *Erica arborea*, 1-X-809, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 187). Campobecerros, 29TPG35, 450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 18-VI-1980, A. Crespo (MAF-Lich. 1579). Queguas, ruta al Dolmen, 29T57331464760, 1050 m, sobre *Quercus robur*, 12-VIII-2008, E. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 20). **Palencia:** Velilla del Río Carrión, cueva de Honseca, 30T34820 474520, 1500 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-X-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 291 y 293). **Salamanca:** Fuenteguinaldo, 29TPE97, 835 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 14-V-1982, B. Marcos (SALA-L 444). Linares de Riofrío, 30TTK59, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2046). Nava de Francia, 29TQE49, 1135 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 1984 y 1990). Béjar: 30T26303 447344, 1175 m, sobre *Castanea sativa*, 27-XI-2004, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 231, 232 y 233); id.: 30TTK67, 1100 m: sobre *Pinus pinaster* y roble, 30-V-1982, B. Marcos (SALA-L 1955); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2031). **Segovia:** Castillejo de Mesleón, 30TVL47, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 20-VIII-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 368). Riofrío de Riaza, Puerto de la Quesera, 30TVL66, 1450 m, sobre *Fagus sylvatica* y robles, 25-V-1996, J. Palá Paúl (Hb. Ortega 374, 375 y 376). **Tarragona:** La Conca de Barberá, Poblet, Sierra de Prades, La Baltasana, 31T332974 4576868, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 18-III-1979, A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 2985). **Teruel:** Albarracín, Sierra de Albarracín: 30TXK28, 1500 m, VIII-1898, C. Pan (MA-Lich 2944); id.: pitón decítico, 30TXK28, 1650 m, sobre melojo, 12-VI-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 121). Bronchales, hacia Noguera, 30TXK197845, 1606 m, sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010, E. Llop (BCN-Lich 17638). Lécera, Carretera de Lécera a Alarcón, 30TXL94, 700 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 19-VII-1995, E. Serriñá (Hb. Ortega 218). Noguera de Albarracín, hacia Orihuela del Tremedal, carretera A1512, área recreativa Peña del Castillo, pitón dacítico, 30TXK159808, 1580 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3IX-2010, E. Llop (BCN-Lich 17530). Orihuela del Tremedal: Puerto de Orihuela del Tremedal, 30TXK142827, 1650 m, sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010, E. Llop (BCN-Lich 17554); id.: Santuario Ntra. Sra. del Tremedal, 30TXK143874, 1725 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IX-2010, E. Llop (BCN-Lich 17561); id.: sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102117). **Toledo:** Los Navalucillos, Montes de Toledo, Las Becerras, Arroyo del Chorro, 30SUJ5779, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 26-III-1995, G. Aragón & i. Martínez (MA-Lich 7261). **Valencia:** Ayora, La Hunde, Pocico Vidal, 30S65310 432741, 1060 m, sobre *Pinus pinaster*, 3-X-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 285). **Zamora:** La Tabla, encinares de *Genisto hystricis-Quercetum rotundifoliae*, 30TTM73, 700 m, 6-X-1997, G. Aragón, A.R. Burgaz & A. Terrón (Hb. Ortega 296). Puebla de Sanabria: Laguna de los Peces, 29T68766 467160, 1700, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-IV-2012, E. Araujo, J. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 297); id.: antigua N-II, 29T6944659, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 5-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 159); id.: antigua N-6, a 7km de Puebla de Sanabria, 29T70413465937, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 54). Unglide, Sanabria, 29T69719 465543, 975 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-XI-2003, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 73).

PORTUGAL. Minho: Peneda, Parque Nacional Peneda Gerês, Viana do Castelo, 969 m, sobre *Quercus robur*, 9-IX-2014, E. Araujo & E.M. Díaz (Hb. Araujo 6). Viana do Castelo, Várzea Travessa, Castro Laboreiro, Melgaço, 29T 56968 465497, 969 m, sobre *Quercus robur*, 9-IX-2014, E. Araujo & E.M. Díaz (Hb. Araujo 6).

18. *Usnea hirta* (L.) F.H. Wigg.

ESPAÑA. Alicante: Alcoy, Parc natural de la Font Roja, La Cabaña, 30SYH1682, 1080 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 27-VII-1991, E. Calvo (VAL-Lich 11142). **Albacete:** Riópar: Cañada de los Mojones, 30SWH46, 1300 m, sobre *Pinus nigra*, orientación N, 17-IX-1984, P.P. Moreno, J.M. Egea & P. Torrente (MUB-Lich C11-S17, C11-S21); id.: Sierra del Calar de Mundo, río Mundo, 30SWH4957, 1000 m, sobre *Pinus nigra*, encinar, 4-I-1996, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7412). **Asturias:** Redes, Parque Natural

de Redes, hayedo de Redes, de Valdebezón a Brañagallones, 30T 3118 47747, 1181 m, sobre *Ilex aquifolium*, 6-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 104032). **Ávila:** Navalperal de Pinares, 30TUK89, 1275 m, sobre *Pinus sylvestris*, 2-XI-1984, G. (Hb. Ortega 312 y 313). **Barcelona:** Fogàs de Monclús, Ctra. de La Costa a Mosqueroles, km 4, 31TDG5220, 580 m, sobre *Quercus suber*, 10-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 4622). **Burgos:** Fuentecén, carretera a Roa de Duero, 30TVM242119, 810 m, sobre *Quercus rotundifolia*, en arenas y cantos rodados, 26-III-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 319). Hontoria del Pinar, Pista Forestal de Muñecas a Hontoria del Pinar, 30T48578462919, 1185 m, sobre *Pinus nigra*, 7-II-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 237). Bozoo, Monte Recuenco, 30TVN93, sobre *Quercus suber*, 9-XII-1995, P. Pérez-Rovira & G. Renobales (VAL-Lich 4662). **Castellón:** El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, S. Fos & A. Calatayud (VAL-Lich 11291). **Cuenca:** Perales de las Truchas, Valcamarillo, 30TWK99, 1300 m, sobre *Pinus nigra*, 14-VI-1995, S. Fos (VAL-Lich 11007, 11008, 11009 y 11010). Pinar de Valsalobre, proximidades de las simas Juan Herranz I y II, 30T57175449923, 1385 m, sobre *Pinus sylvestris*, 31-X-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 220, 221, 222 y 223). **Guadalajara:** Alto Rey, pasado Alto Rey, 30TWL05, 1100 m, sobre *Pinus pinaster*, arenisca, R. Arroyo (Hb. Ortega 96 y 97). Cantalojas: Hayedo de Tejera Negra: 1500 m, 21-X-2001, C. Gómez Ferreras (Hb. Ortega 468,469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477 y 478); id.: Hayedo de Cantalojas (Tejera Negra), 30T45840 455134, 1500 m, sobre *Pinus cf. sylvestris*, 21-X-2001, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 307); id.: orilla derecha del Río Cerezo (o Sorbe), umbria, 30T48157 455898, 1300 m, sobre *Erica*, 7-IV-2007, M.J. Pérez Alonso (Hb. Araujo 226, 227, 228 y 229); ib.: 30TVL86, 1500 m, sobre *Fagus sylvatica*, 19-VII-1997, J. Palá Paúl (Hb. Ortega 387 y 388); ib.: 30T4684565, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-III-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 135); ib.: Parque Natural de Tejera Negra, 30T468645653, 1600 m: sobre *Fagus sylvatica*, 21-III-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 140); id.: sobre *Pinus sylvestris*, 21-III-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 138 y 139). Cifuentes, 30T53347 451372, 1000 m: sobre *Quercus faginea*, 13-XI-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 286); id.: sobre *Pinus pinaster*, 13-XI-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 287). El Cardoso de la Sierra, 30T46032454938, 1275 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 23-XI-2008, E. Araujo & L. Álvarez (Hb. Araujo 89 y 90). Majaelrayo, Majaelrayo-Cantalojas, Sierra del Robledal, 30TVL7456, 1460 m, sobre *Quercus pyrenaica*, orientación oeste, 15-VII-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 108). Parque Natural Alto Tajo: Ruta Arroyo del Enebral, Orea, 30T60981448502, 1695 m, sobre *Pinus sylvestris*, 11-VII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 171 y 172); id.: Salto de Poveda, 30T28634450057, 1085 m, sobre *Pinus nigra*, 12-VII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 170). Selas, Quejigar de Selas, 30TWL73, 1250 m, sobre Quejigo, 18-IV-1997, E. Serriñá (Hb. Ortega 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 337, 338 y 339). **Huelva:** La Nava, Sierra de la Mesa, 29SPC9902, 480 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4615). **León:** Yebrá, 29TPG99, 600 m, sobre *Quercus suber*, 4-I-1994, A. Terrón (LEB 2013). **Lérida:** Arties, carretera hacia el Montarto, 31T32528 472440, 1450 m, 29-XII-2000, E. Serriñá (Hb. Ortega 497). La Vansa-Fórns, Sierra del Cadí, Ges, 31TCG7683, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, areniscas y *Quercus pubescens*, 4-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 155). L. Montellá, Sierra del Cadí, camino al refugio de Prat d'Aguiló, 31TCG9387, 1600 m, suelo, sobre *Pinus sylvestris*, 2-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 151, 152, 153 y 154). **Lugo:** Guitiriz, Parga, 29TNH98, 450 m, sobre *Pinus pinaster*, 24-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5015). Curro de Candaoso, As Lobeiras, 29TPJ12, 550 m, sobre *Pinus pinaster*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5018). **Madrid:** Buitrago de Lozoya, Embalse de Riosequillo, 30TVL43, 1020 m: sobre *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*, 16-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 34, 35, 36, 37, 38, 39 y 40); id.: sobre *Quercus rotundifolia*, 16-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 41, 42, 43, 44, 45, 46, 48, 49, 50 y 51); id.: 10-VIII-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 126). Bustarviejo, 30TVL42, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, 9-III-1994, S. Ortega (Hb. Ortega 80 y 81). Canencia: 30T43555452482, 1500 m, sobre *Pinus sylvestris*, 24-X-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 64, 65 y 66); id.: Puerto de Canencia: 30TVL33, 1450 m, sobre *Pinus sylvestris*, 14-XI-1995, J. Palá Paúl (Hb. Ortega 369); id.: 30TVL31, 1450 m, 9-XI-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 54, 55 y 56); ib.: Puerto de La Morcuera, 30TVL31, 1625 m: sobre *Pinus sylvestris*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 279); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 280 y 281); ib.: Abedular de Canencia, Arroyo de Canencia, 30TVL33, 1350 m, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 29-V-1986, E. Manrique (Hb. Ortega 9). Cerceda, 30TVL20, 970 m, sobre jara, 27-IV-1985, E. Araujo & A. Araujo (Hb. Ortega 16). Manzanares El Real: La Pedriza, Ruta del Cancho de los Muertos, 30T42433 451209, 1150 m, sobre *Pinus*, 21-II-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 111, 112 y 113); id.: bajada del Refugio Giner a Canto Cochino, margen izquierda del arroyo (orilla contraria a la autopista), 30T425294 4512696, 1150 m, sobre *Cistus ladanifer* seca, 6-IV-

2013, *M. Cervera* (Hb. Araujo 310); id.: Embalse de Santillana, 30TVL20, 900 m, sobre encina, 24-X-1992, *S. Ortega* (Hb. Ortega 65). Mataelpino, Lichter Kiefernwälder, am Südhang der Maliciosa, im der Sierra de Guadarrama oberhalb Mataelpino, 1300 m, Aspektbestimmend an halbschattigen grebborkigen Oberstämmen und im Zweiwirk der Unterkronen von *Pinus sylvestris* im *Pseudoevertium furfuraceae*, NW-SW, pH 6'4, VII-1982, *G. Follmann & B.A. Follmann* (MAF-Lich. 2326). Miraflores de la Sierra: 30TVL31, 1300 m, sobre *Cistus ladanifer*, 9-X-1996, *J. Palá Paúl* (Hb. Ortega 379, 380 y 381); id.: Puerto de Canencia, 30TVL31, 1300 m: sobre *Pinus sylvestris*, 9-XI-1992, *S. Ortega* (Hb. Ortega 52); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 9-XI-1992, *S. Ortega* (Hb. Ortega 63). San Lorenzo de El Escorial: carretera antigua de San Lorenzo a Peguerinos, ladera del Monte Abantos, 30T40085 449623, 1500 m, sustrato, sobre pino, 16-II-2009, *P. Marín & A. Ventre* (Hb. Araujo 108, 109 y 124); id.: Silla de Felipe II, 30TVK09, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-IV-1993, *E. Serriñá* (Hb. Ortega 89); id.: Ermita de la Virgen de Gracia, bosque de La Herrería, 30T40223 449196, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-V-1996, *E. Serriñá, R. Arroyo, I. Martínez & G. Aragón* (Hb. Ortega 223, 224, 225, 226 y 227). Sierra de Guadarrama, 30TVL00, 1450 m, 12-VI-1913, *B. Vicioso* (MA-Lich 2940). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m: sobre *Quercus faginea*, 22-I-2009, *R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo* (Hb. Araujo 104, 105 y 106); id.: sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 20-I-2009, *R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo* (Hb. Araujo 93, 94, 100, 101, 102 y 103); id.: sobre *Quercus faginea*, 20-I-2009, *R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo* (Hb. Araujo 97, 98 y 99). Torrelodones, Urbanización La Berzosa, frente a Universidad Nebresensis, 30TVK29, 875 m, sobre *Cistus ladanifer*, 23-X-1992, *E. Serriñá* (Hb. Ortega 70, 71 y 74). Valle de El Paular, camino a las Cascadas del Purgatorio, 30T42753 452287, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-IV-2011, *M. Cervera & I. González* (Hb. Araujo 334). **Murcia**: Rambla de Roy, Sierra de Carrascoy, 30SXG51, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 9-XII-1983, *P. Torrente* (MUB-Lich s. n.). **Orense**: Entrimo: Embalse de Lindoso, Lantemil, 29T57089463918, 340 m, sobre *Pinus pinaster*: 4-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 53); id.: 9-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 180); ib.: Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés: mirador de San Rosendo do Pedreiriño, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, *E. Araujo* (Hb. Araujo 326 y 339); id.: pista hacia Salgueiro, refugio, 29T58304463959, 1035 m, sobre *Pinus sylvestris*, 11-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 181, 182 y 183); id.: pista hacia Salgueiro, 29T58347463957, 1120 m, sobre *Erica arborea*, 11-VIII-2009, *E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro* (Hb. Araujo 187). Maside, 29T58060469609, 375 m, sobre *Quercus robur*, 25-IX-2008, *C. Gómez Ferreras* (Hb. Araujo 57 y 59). **Palencia**: Velilla del Río Carrión, cueva de Honseca, 30T34820 474520, 1500 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-X-2010, *E. Araujo* (Hb. Araujo 291). **Pontevedra**: Gaxate-Berducido, 29TNG4895, 350 m, sobre *Quercus robur*, 3-VIII-1985, *L. Bahillo* (SANT-Lich 116/8). **Salamanca**: Béjar, 30TTK67, 1100 m, sobre *Pinus pinaster* y roble, 30-V-1982, *B. Marcos* (SALA-L 1955). El Zarzoso, 29TQE49, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1983, *B. Marcos* (SALA-L 273). Mogarraz, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3-X-1981, *B. Marcos* (SALA-L 1954). Monsagro, 29TQE38, 1050 m, sobre *Pinus pinaster*, 28-X-1984, *B. Marcos* (SALA-L 1424). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-III-1981, *B. Marcos* (SALA-L 1958). Puerto de la Vallejera, 30TTK77, 1220 m, sobre *Pinus sylvestris*, 7-VI-1982, *B. Marcos* (SALA-L 788). Robleda, 29TQE07, 830 m, sobre *Pinus pinaster*, 13-X-1982, *B. Marcos* (SALA-L 1782). Serradilla del Arroyo, 29TQE28, 900 m, sobre *Pinus pinaster*, 8-III-1981, *B. Marcos* (SALA-L 1957). Villasrubias, 29TQE06, 850 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, *M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos* (SALA-L 1956). **Segovia**: Castillejo de Mesleón, 30TVL47, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 20-VIII-1989, *R. Arroyo* (Hb. Ortega 11, 101, 102, 103, 104, 105, 366, 367 y 173). Cedillo de la Torre, Umbría de la Hoz, 30TVL4587, 1100 m, sobre *Quercus faginea*, 28-XI-1993, *G. Aragón, M. Castillo & I. Martínez* (MACB 50249). Coca, Tierra de Pinares, cerca de Coca, 30T374806 4565299, 785 m, sobre *Pinus pinaster*, 6-XI-2011, *E. Serriñá* (Hb. Araujo 289). Matabuena, 30TVL35, 1175 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 20-VIII-1989, *R. Arroyo* (Hb. Ortega 98, 99 y 100). Sotosalbos, 30TVL24, 1150 m, sobre *Cistus laurifolius*, 19-VIII-1989, *R. Arroyo* (Hb. Ortega 94 y 95). Valsaín, Pinar de Valsaín, 30T41338 452418, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, 20-III-2009, *R. Arroyo* (Hb. Araujo 143). **Soria**: Berlanga del Duero, Hortezueta, cerca del río Duero, 30TWL1294, 930 m, sobre *Pinus pinaster*, pinar sobre arenas eólicas, 4-XI-1995, *G. Aragón & A. Herrero* (MA-Lich 6926). Muriel Viejo: 30TWN088277, 1180 m, sobre *Pinus sylvestris* repoblado, arenas, 12-VIII-2008, *A.R. Burgaz* (Hb. Araujo 9 y 10); id.: alrededores del pueblo, 30TWM0725, 1000 m, sobre *Pinus sylvestris*, 15-X-1998, *S. Fos & M.A. Codoñer* (VAL-Lich 11006); id.: Las Novillas, 30SWM0727, 1020 m, sobre *Pinus sylvestris*, 14-X-1988, *S. Fos* (VAL-Lich 11043 y 11044). Navaleno, Refugio, 30T5021 46380, 1170 m, sobre *Pinus*

sylvestris, 31-VII-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 269). Playa Pita, 30T51803 463326, 1135 m, sobre *Pinus sylvestris*, 13-III-2011, I. González (Hb. Araujo 311). San Leonardo de Jagüe, cañón del río Lobos: arroyo del Doradillo, 30TVM9027, 1100 m, sobre *Pinus nigra*, pinar, 9-III-1996, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7599); id.: Alto de la Sima, Sima Mz 21, 30T4925 46251, 1100 m, sobre *Pinus nigra*, 31-VII-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 249, 250 y 251); id.: 30T4942 46220, 1100 m, sobre *Pinus sylvestris*, 12-III-2011, I. González (Hb. Araujo 332 y 333); id.: 30T49541462095, 1050 m, sobre *Pinus nigra*, 4-X-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 216, 217, 218 y 219). Vinuesa, majada de la Royana, Campin "El Cobijo", 30TWM1941, 1110 m, sobre *Quercus humilis*, 9-VIII-1999, S. Fos & M.A. Codoñer (VAL-Lich 11064). **Teruel:** Bezas, parking a 2 km antes de llegar a Bezas, ruta S5 hacia Pinturas Rupestres de Las Tajadas, pinares de *Pinus pinaster* sobre rodenos, 30TXK406659, 1260 m, sobre *Pinus pinaster*, 3-IX-2010: E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102021); id.: E. Llop (BCN-Lich 17399). Bronchales: hacia Noguera, 30TXK197845, 1606 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102346); id.: carretera A2515, km 30, hacia Teruel, cerca del roble viejo, 30TXK244879, 1375 m: sobre rama seca de *Juniperus thurifera*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102045); id.: sobre *Quercus ilex*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102089, 102330 y 102331). Gargallo, 30TYL02, 950 m, sobre encina, 17-IV-1997, E. Serriñá (Hb. Ortega 325, 326, 327 y 328). Lécera, Carretera de Lécera a Alarcón, 30TXL94, 700 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 19-VII-1995, E. Serriñá (Hb. Ortega 217). Linares de Mora, Sierra de Gúdar, pasado el Puerto de Linares, 30TYK1066, 1650 m, sobre *Pinus sylvestris*, 15-VI-1996, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7512). Noguera, Sierra de Gúdar, loma La Gata, 30TYK0162, 1570 m, sobre *Pinus sylvestris*, pinar, 16-VI-1996, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7498). Orihuela del Tremedal: Sierra de Albarracín, 30TXK28, 1500 m, VIII-1898, C. Pan (MA-Lich 2944); id.: Albarracín: Río de Piedra, Puerto de Orihuela a Orihuela del Tremedal, 30T61327 448633, 1550 m, sobre *Pinus sylvestris*, 12-V-2012, E. Araujo & E. Serriñá (Hb. Araujo 313); id.: carretera hacia Bezas km 4, pinares de *Pinus pinaster* sobre rodenos, 30TXK360713, 1393 m, sobre *Pinus pinaster*, 3-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102010); id.: Puerto de Orihuela del Tremedal, 30TXK142827, 1650 m, sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010: E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102159, 102160, 102161, 102162, 102163, 102164, 102165, 102166 y 102167); id.: Puerto de Orihuela del Tremedal, 30TXK142827, 1650 m, sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010, M. Vivas & V.J. Rico (MAF-Lich. 16822); ib.: Santuario Ntra. Sra. del Tremedal, 30TXK143874, 1725 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102116); ib.: Turbera de los Ojos del Tremedal, Fuente de los Pradejones, Sierra de Albarracín, 30TXK18, 1525 m, sobre *Pinus sylvestris*: 12-VI-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 112, 113, 114, 115 y 116); id.: 16-II-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 295, 301, 302 y 303); ib.: Noguera de Albarracín hacia Orihuela del Tremedal, carretera A1512, área recreativa Peña del Castillo, pitón dacítico, 30TXK159808, 1580 m, sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010: E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102267); id.: E. Llop (BCN-Lich 17460). **Valencia:** Ayora, La Hundo, Pocico Vidal, 30S65310 432741, 1060 m, sobre *Pinus pinaster*, 3-X-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 285). **Valladolid:** Puente Duero, 30T35136 460183, 690 m, sobre *Pinus pinea*, 14-III-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 142). **Zamora:** Puebla de Sanabria, antigua N-II, 29T6944659, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 5-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 159).

PORTUGAL. Minho: Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Várzea Travessa, 29T 56926 465460, 957 m, sobre *Chamaecyparis lawsoniana*, 9-IX-2014, E. Araujo & E.M. Díaz (Hb. Araujo 18).

19. *Usnea intermedia* (A. Massal.) Jatta

ESPAÑA. Gerona: La Molina, 31T41279 469001, 1900 m, sobre *Pinus sylvestris*, 22-XI-1981, A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 2884); id.: Collada, Cerdanya, 31T41221 468634, 1900 m, sobre *Abies alba*, 31-V-1982, A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 2963). **Huesca:** Jaca, Ladera norte del Oreol, 30TYN0210, 1650 m, ramas de *Abies alba* en sitio luminoso, 5-IX-1979, T. Hasse (JACA 25). **Lérida:** Artés, carretera hacia el Montarto, 31T32528 472440, 1450 m, 29-XII-2000, E. Serriñá (Hb. Ortega 308, 484, 485, 487, 489, 491, 492, 494, 495, 498, 499, 500, 501 y 503). L. Montellá, Sierra del Cadí, camino al refugio de Prat d'Aguiló, 31TCG9387, 1600 m, suelo, sobre *Pinus sylvestris*, 2-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 151, 153 y 154). Esterri d'Areu, Pirineos, 42°39'44.00" N 0°52'26.24"E, 1300 m, sobre *Abies alba*, 4-VIII-2012, C. Galán Boluda

(Hb. Boluda s. n.). Vilamós, próximo a Vilamós, Valle de Arán, 31T31432 473553, 1400 m, sobre *Fagus sylvatica*, IV-2004, *E. Serriñá* (Hb. Araujo 314). **Madrid:** Bustarviejo, 30TVL42, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, *S. Ortega* (Hb. Ortega 83, 84, 85 y 86). Manzanares el Real, Embalse de Santillana, 30TVL20, 900 m, sobre encina, 24-X-1992, *S. Ortega* (Hb. Ortega 64). Miraflores de la Sierra, Puerto de Canencia, 30TVL31, 1300 m: sobre *Pinus sylvestris*, 9-XI-1992, *S. Ortega* (Hb. Ortega 53 y 59); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 9-XI-1992, *S. Ortega* (Hb. Ortega 57, 58 y 62). **Navarra:** Irati, Orbaiceta, 30T XN46, 950 m, 11-VIII-1985, *J. Etayo* (Hb. Etayo 21). Rincón de Belagua, 30T XN74, 1100 m, ramas de *Fagus* y *Abies*, 4-VIII-1985, *J. Etayo* (Hb. Etayo 22).

20. *Usnea lapponica* Vain.

ANDORRA. **Andorra:** Sota el Coll d'Ordino, 31T382018 4712125, 1930 m, sobre *Pinus nigra*, *X. Llimona* (BCN-Lich 7288).

ESPAÑA. **Ávila:** Puerto de Villatoro, 30TUK18, 1540 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3-XII-1995, *J. Palá Paúl* (Hb. Ortega 370). El Tiemblo, Castañar de El Tiemblo, castaño centenario, 30T37126 446829, 1120 m, sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, *E. Araujo*, *M. Cervera* & *I. González* (Hb. Araujo 284). **Cáceres:** Hoyos, estribaciones de la Sierra de Santa Olalla, arroyo de Santa Catalina, 29TPE9348, 550 m, sobre *Olea europaea*, granitos, 5-IV-1996, *G. Aragón*, *A. Herrero* & *I. Martínez* (MA-Lich 7686). **Cantabria:** Camaleño, PN Picos de Europa, Fuente De, 30TUN5278, 1142 m, Hayedo sobre calizas, 15-XI-2003, *G. Amo*, *A.R. Burgaz*, *I. Martínez* & *M. Otálora* (Hb. Araujo 157). **Castellón:** El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, *S. Fos* & *A. Calatayud* (VAL-Lich 11000, 11293 y 11294). **Ciudad Real:** Fuencaliente, nacimiento del río Cerceda, 30SUH76: 1150 m, 30-IV-1990, *F. Sarrión* (MACB 44636); id.: 30SUH85, 1150 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 30-IV-1990, *F. Sarrión* (Hb. Sarrión 113-3-A y 113-3-B). **Gerona:** La Molina, 31T413802 4688662, 1700 m, sobre *Pinus sylvestris*, 22-XI-1981, *A. Gómez-Bolea* (BCN-Lich 11299). **Granada:** Huetor Sierra, Parque Natural de Huetor, 30SVG63, 1350 m, sobre *Pinus pinaster*, 30-IV-1998, *C. Fernández* (Hb. Ortega 299). **Guadalajara:** Cantalojas, Parque Natural de Tejera Negra, 30T4684565, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-III-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 135 y 136); id.: orilla derecha del Río Cerezo (o Sorbe), umbría, 30T48157 455898, 1300 m, sobre *Erica*, 7-IV-2007, *M.J. Pérez Alonso* (Hb. Araujo 227); id.: Majaelrayo-Cantalojas, Sierra del Robledal, 30TVL7456, 1460 m, sobre *Quercus pyrenaica*, orientación oeste, 15-VII-1989, *R. Arroyo* (Hb. Ortega 107). Cifuentes, 30T53347 451372, 1000 m, sobre *Quercus faginea*, 13-XI-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 286). El Cardoso de la Sierra, 30T46032454938, 1275 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 23-XI-2008, *E. Araujo* & *L. Álvarez* (Hb. Araujo 90, 91 y 92). Garbajosa, 30TWL44, 1175 m, sobre *Quercus valentina* (= *Quercus faginea* subsp. *faginea*), 8-VI-1971, *F. Bellot*, *R. Carballal* & *Rom* (MACB 5291). Parque Natural Alto Tajo, Salto de Poveda, 30T28634450057, 1085 m, sobre *Quercus faginea*, 12-VII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 169). **Huesca:** Valle de Aspe, pasado Puerto Somport, Pirineo de Huesca, 30T70025 474199, 1350 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-III-2009, *C. Gómez Ferreras* (Hb. Araujo 132). **Jaén:** Despeñaperros, 30S4546 42472, 576 m, sobre *Quercus ilex*, 23-VI-2011, *E. Araujo* & *M. Cervera* (Hb. Araujo 274 y 275). Montizón, Venta de los Santos, cerca del embalse del río Dañador, 38°24'N 3°2'W, 700 m, sobre tronco y ramas de *Quercus faginea*, 24-VII-2011, *B. Zamora* & *J.C. Zamora* (Hb. Araujo 260). **León:** Lillo del Bierzo, 29TPH93, 700 m, sobre *Castanea sativa*, 15-IV-1996, *A. Terrón* (LEB s. n.). Valsemana, 30TTN8134, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, *A.F. Salegui* & *A. Terrón* (LEB 3492). Valcueva, 30TTN9747, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 9-VI-1997, *A.F. Salegui* & *A. Terrón* (LEB 3491 y 3494). **Lérida:** Arties, carretera hacia el Montarto, 31T32528 472440, 1450 m, 29-XII-2000, *E. Serriñá* (Hb. Ortega 490). Montellá, Sierra del Cadí, camino al refugio de Prat d'Aguiló, 31TCG9387, 1600 m, suelo, sobre *Pinus sylvestris*, 2-VII-1996, *B & M* (Hb. Araujo 151 y 153). Montsec, Puig del Mitjorn, Pallars Llusà, 31TCG2369, 580 m, sobre *Pistacia terebrintus*, 5-VIII-1984, *A. Gómez-Bolea* (BCN-Lich 3267). Solana Parroquia de Ortó, Adrall, 31TCG68, 1100 m, suelo pizarroso, carrascal seco, 13-II-1982, *P. Montserrat* & *F. Fillat* (JACA s. n.). **Lugo:** Ancares, 29TPH74, 1500 m, 20-VI-1996, *G. Paz Bermúdez* & *M.E.*

López de Silanes (SANT-Lich 8874). Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 183, 186 y 187). **Madrid:** Canencia: Puerto de La Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 292 y 293); id.: Puerto Canencia, Arroyo del Sestil del Maíllo: 30TVL33, 1600 m, sobre abedul, 20-X-1995, L. Balaguer & F. Valladares (Hb. Ortega 3, 4 y 14); id.: 30T43594452413, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 24-X-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 62 y 63). Manzanares El Real, Bajada del Refugio Giner a Canto Cochino, margen izquierda del arroyo (orilla contraria a la autopista), 30T425294 4512696, 1150 m, sobre *Cistus ladanifer* seca, 6-IV-2013, M. Cervera (Hb. Araujo 310). Montejo de La Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m: sobre *Prunus avium*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 301); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 299); id.: sobre *Erica arborea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 302); id.: sobre *Quercus petraea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 304 y 305). San Lorenzo de El Escorial: Ermita de la Virgen de Gracia, bosque de La Herrería, 30T40223 449196, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-II-2009, P. Marín & A. Ventre (Hb. Araujo 127); id.: Silla de Felipe II, 30TVK09, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica*: 19-IV-1993, E. Serriñá (Hb. Ortega 92 y 93); id.: 8-V-1996, E. Serriñá, R. Arroyo, I. Martínez & G. Aragón (Hb. Ortega 230, 231, 232, 233, 234 y 235). Sierra de Guadarrama, 30TVL00, 1450 m, 12-VI-1913, B. Vicioso (MA-Lich 2940). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m, sobre *Quercus faginea*, 20-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 96). Torreloñes, Urbanización La Berzosa, frente a Universidad Nebrisensis, 30TVK29, 875 m, sobre *Cistus ladanifer*, 23-X-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 73). Valle de El Paular, camino a las Cascadas del Purgatorio, 30T42753 452287, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-IV-2011, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 334). **Navarra:** Larra, 30TXN74, 1700 m, sobre *Fagus sylvatica*, 27-VIII-1988, J. Etayo (Hb. Etayo 20). **Orense:** Entrimo, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, mirador de San Rosendo do Pedreiríño, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 329). Invernadeiro, Sierra de Invernadeiro, barranco del Guasenza, 29TPG3772, 1000 m, brezo, 12-VII-1988, R. Carballal (SANT-Lich 7691). **Palencia:** Velilla del Río Carrión, cueva de Honseca, 30T34820 474520, 1500 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-X-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 291). **Salamanca:** Béjar: 30T26303 447344, 1175 m, sobre *Castanea sativa*, 27-XI-2004, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 233); id.: 30TTK67, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2018); id.: Fuentes de Béjar, 30TTK78, 900 m, sobre *Pinus pinea*, 16-XI-1981, B. Marcos (SALA-L 1985 y 2033). El Maíllo, 29TQE39, 1050 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1972 y 1980). Linares de Riofrío: 30TTK59, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 12-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2020); id: Linares-Monleón, 30TTK59, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1979). Martiago, 29TQE18, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 1-V-1981, B. Marcos (SALA-L 1978, 1997 y 2015). Mogarraz, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 31-X-981, B. Marcos (SALA-L 1976, 1981, 2028 y 2036). Nava de Francia, 29TQE49, 1135 m, sobre *Castanea sativa*, 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 2047). Navasfrías, Puerto de Corrigahonda, 29TPE86, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos (SALA-L 1968). Peña de Francia, 29TQE49: 1300 m: sobre *Pinus sylvestris*, 16-VII-1980, B. Marcos (SALA-L 1967 y 1982); sobre *Quercus pyrenaica*, 19-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2017); ib.: 1135 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 1984 y 1988). Villasrubias, 29TQE06, 850 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2016). **Segovia:** La Granja de San Ildefonso, Jardines, 30T41587 452737, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 20-III-2009, R. Arroyo (Hb. Araujo 145, 147, 148, 149 y 150). Riofrío de Riaza, valle del río Riaza, hayedo de La Pedrosa, 30TVL6663, 1720 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-XII-1993, G. Aragón, J.L. Castillo, I. Martínez & T. Roja (MA-Lich 5115). Valsaín, Pinar de Valsaín, 30T41338 452418, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, 20-III-2009, R. Arroyo (Hb. Araujo 143). **Teruel:** Albarracín, Sierra de Albarracín, pitón dacítico, 30TXK28, 1650 m, sobre Melojo, 12-VI-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 122 y 123). Bronchales, carretera A2515, km 30, hacia Teruel, cerca del roble viejo, 30TXK244879, 1375 m, sobre *Quercus ilex*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102332, 102333, 102334, 102335 y 102336). Orihuela del Tremedal: Santuario Ntra. Sra. del Tremedal, 30TXK143874, 1725 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102113, 102114 y 102115); id.: Noguera de Albarracín hacia Orihuela del Tremedal, carretera A1512,

área recreativa Peña del Castillo, pitón dacítico, 30TXK159808, 1580 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102274, 102275, 102276, 102277, 102278, 102279, 102280, 102281 y 102282). **Valencia:** Ayora, La Hunde, Pocico Vidal, 30S65310 432741, 1060 m, sobre *Quercus ilex*, 3-X-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 288). **Zaragoza:** Moncayo, 30TXM02, 1300 m, 13-XI-1897, P. Navás (MA-Lich 2947, 6042, 6056 y 6157). **Zamora:** Puebla de Sanabria: Laguna de los Peces, 29T68766 467160, 1700 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-IV-2012, E. Araujo, J. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 295, 296 y 297); id.: antigua N-II, 29T6944659, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 5-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 158 y 159). Remesal, 29TPG0259, 980 m, sobre *Castanea sativa*, 13-VII-1997, A.F. Salegui & J. Andrés (LEB 4822). San Martín de Castaneda, Campin El Folgoso, 29TPG9067, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VII-1997, A.F. Salegui & J. Andrés (LEB 34812).

21. *Usnea longissima* Ach.

ESPAÑA. Asturias: Ibias, c. 2,5 km de Omente, Sierra de Rañadoiro, ladera NW, 29TPH85, 1250 m, sobre *Ilex aquifolium* en bosque de *Quercus robur* y *Q. petraea*, 24-IX-1965, I. Ottoson (MA-Lich 2965).

FRANCIA. Pirénées Atlantiques: Ste. Engrace, Montes del Pirineo occidental, vallis Carpidéco-Ibarra, 30T67892 476099, 1200 m, sobre *Fagus sylvatica*, VIII-1974, A. Vêzda (BCN-Lich 3856).

22. *Usnea mutabilis* Stirt.

ESPAÑA. Barcelona: Pobla del Montseny, Vallès Oriental, 31T449481 4623847, 5 m, sobre *Quercus suber*, 23-VI-1984, M. Boqueras & A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 3319). **Gerona:** La Selva: Carretera de Vidreres a Llagostera, 31T486000 4627766, 120 m, sobre *Quercus suber*, 24-VII-1985, M. Boqueras (BCN-Lich 3852); id.: Torrent d'Aiguafina, Tossa, 31T492846 4623640, 40 m, sobre *Quercus suber*, 23-VI-1984, M. Boqueras & A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 3320).

PORTUGAL. Bajo Alentejo: Cavalheiro, cabo Sardão, 29SNB1762, 65 m, sobre *Pinus pinaster*, en arenas, 9-XII-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 342). Odemira, 29SNB45, 50 m, sobre *Quercus suber*, 7-V-1995, C. Gómez Ferreros (Hb. Ortega 258, 259, 262, 263, 264, 265, 266 y 271). **Estremadura:** Sintra, 29SMC69, 450 m, sobre *Quercus suber*, 5-V-1995, C. Gómez Ferreros (Hb. Ortega 208).

23. *Usnea praetervisa* (Asahina) P. Clerc

ESPAÑA. Ávila: El Tiemblo, Castañar de El Tiemblo, Castaño centenario, 30T37126 446829, 1120 m: sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 282); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 277, 278 y 280). **Cádiz:** Sierra Peralta, 30STF86, 950 m, 15-I-1984 (SEVF-L 4665-A). **Huelva:** Aracena, Parque Natural de Aracena y Pichos de Aroche, carretera a Campofrío, A-479 km 7, 29SQB 139903, 550 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 324). La Nava, Sierra de la Mesa, 29SPC9902, 480, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4603). **Jaén:** Despeñaperros, 30S4546 42472, 576 m, sobre *Quercus ilex*, 23-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 274). **La Coruña:** Vedra, Pazo Santa Cruz de Rivadulla, 29T54714 473567, 125 m, sobre *Cryptomeria japonica* (cedro japonés), 28-II-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 114). **Lugo:** Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m: sobre *Pinus radiata*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 165); id.: sobre *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 185). **Málaga:** Cortes de la Frontera, Sierra de

los Pinos, Cerro del Alcornocal, 30STF8354, 780 m, sobre *Quercus suber*, 28-VI-1993, E. Clavo (VAL-Lich 4665-A). **Pontevedra:** Moscoso, 29TNG48, 300 m (SANT-Lich 52).

24. *Usnea rubicunda* Stirt.

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes, bosque mixto de roble, castaño y arce, carretera desde el Tozo hacia Les Tables y Frieru, 30T 3051 47927, 681 m, sobre *Quercus robur*, 5-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103840 y 103841). **Barcelona:** Fogas de Monclús, Ctra. de La Costa a Mosquerols, km 6, 31TDG5121, 500 m, sobre *Quercus suber*, 10-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 9448). Sant Celoni, Serra del Solá, Torrent de Olzinelles, 31TDG5814, 220 m, sobre *Quercus suber*, 10-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 4540). **Badajoz:** Jerez de los Caballeros, Ctra. Zahinos-Higuera de Vargas, km 3, 29SPC7746, 300 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4530). **Cádiz:** Alcalá de los Gazules, Sierra de los Gazules, Cerro de los Beatos, 30STF6144, 280 m, sobre *Quercus suber*, 19-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 3455). Jerez de la Frontera: canuto del Enemigo, carretera C3331 km 37,5, Rus, 30STF7654, 600 m, sobre *Quercus suber*, 17-IV-1994, J. Etayo, M. Casares, A. Gómez-Bolea & al. (MA-Lich 5768); id.: Sierra del Aljibe, Puerto de Galiz, 30STF6748, 440 m, sobre *Quercus suber*, 27-VI-1988, E. Barreno (VAL-Lich 9315). Jimena de la Frontera, Sierra del Aljibe: entre Jimena-La Saucedá, 30STF7540, 220 m, sobre *Quercus suber*, 19-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 3535, 3535/2, 10581); Puerto de Galiz, 30STF6748, 440 m, sobre *Quercus suber*, 19-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 3565). Los Barrios, El Mojón, 30STF6713, 140 m, sobre *Quercus suber*, 18-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 3746 y 4981). Parque Natural de los Alcornocales: carretera A-375, km 47, Arroyo del Parrón, 30S27139 404934, 103 m, sobre *Quercus canariensis*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 264, 265, 266 y 268); id.: Ruta de la Garganta de Puerto Oscuro, 30S26299 404492, 430 m, sobre *Olea europea* var. *sylvestris*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 262); id.: Ruta de la Saucedá, 30S26834 404566, 543 m, sobre *Fraxinus angustifolia*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 267); id.: Ruta del Río de la Miel, 30S27514 399925, 127 m, sobre *Quercus suber*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 263). Sierra de Ojén, 30STE68, 250 m, sobre *Quercus suber*, 31-XII-1992, G. Aragón & al. (Hb. Ortega 196 y 198). Tarifa: Sierra de Salaviciosa, El Tiradero, 30STF6705, 200 m, sobre *Quercus suber*, 17-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 3487); id.: Sierra del Cabrito, Puerto del Bujeo, 30STE7195, 460 m, sobre *Quercus suber*: 18-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 3768); id.: 28-VI-1988, E. Barreno (VAL-Lich 4533 y 8083). **Gerona:** Agullana, Ctra. Agullana a La Vajol, Pla de Pujalts, 31TDG8594, 300 m, sobre *Quercus suber*, 14-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 9120). Begur, Sa Tuna, 31TEG1845, 150 m, sobre *Quercus suber*, 24-II-1994, S. Fos (VAL-Lich 4543). Brunyola, Ctra. Anglés-Sta. Coloma de Farnés, km 5, 31TDG7138, 220 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 8932). Caldes de Malavella, Riera de Reclá, 31TDG8627, 120 m, sobre *Quercus suber*, 11-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 3890 y 8463). Castell d'Aro, La Coma, 31TEG0229, 40, sobre *Quercus suber*, 11-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 4542 y 8068). La Selva: carretera Vidreres a Llagostera km 17, 31T48522 462757, 120 m, sobre *Quercus suber*, 24-VII-1985, M. Boqueras (BCN-Lich 3854 y 3856); id.: Tossa, Torrent d'Aigua-fina, 31T49105 462214, 50 m, sobre *Quercus suber*, 24-VII-1985, M. Boqueras (BCN-Lich 3855). La Vajol, L'Agullana, 31T48534 469399, 300 m, sobre *Quercus suber*, 13-X-1985, M. Boqueras (BCN-Lich 3853). Les Gavans, Baix Empordà, St. Pellaia, 31T49301 464101, 300 m, sobre *Quercus suber*, 10-IX-1976, X. Llimona (BCN-Lich 3945). Sant Sadurní, Puig dels Cristians, 31TDG2939, 350 m, sobre *Quercus suber*, 13-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 3116 y 3387). Santa Coloma de Farnés, Serrat del Corb, 31TDG6736, 260 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1991, S. Fos (MA-Lich 4569; VAL-Lich 8045). Tossa de Mar: 31T49372 461851, 50 m, sobre *Quercus suber*: 29-VI-1981, E. Ballesteros (BCN-Lich 2312); id.: 23-VI-1984, M. Boqueras & A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 124 y 1815); ib.: Cala Bona, 31T49546 462004, 10 m, sobre *Quercus suber*, 23-VI-1984, M. Boqueras & A. Gómez-Bolea (BCN-Lich 10560; MACB 16741; MAF-Lich. 2983). **Huelva:** Almonte, Cerro Burraco, entre Los Bodegones y Los Cabezudos, 29SQB0616, 50 m, sobre *Quercus suber*, 21-IV-1995, S. Fos (VAL-Lich 4681). El Acebuche, Parque Nacional de Doñana, 29S71634410271, 28 m,

sobre *Quercus suber*, 7-XII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 235). **La Coruña:** Bemantes, Miño, 29TNH69, 200 m, sobre *Pinus pinaster*, 20-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5205). Bentín, Ames, 29TNH54, 215 m, sobre *Pinus pinaster*, 10-V-1984, R. Carballal (MACB 16751; MAF-Lich. 2982; BCN-Lich 1825). Caaveiro, Pontevedra, 29TNJ71, 65 m, sobre *Quercus robur*, 27-IX-1984 (SANT-Lich 2586). Portomouro, Bosque de Cernadas, cerca de Portomouro, 29TNH25, sobre *Quercus robur* subsp. *pedunculata*: 17-XI-1966 (MACB 11893); id.: 6-XI-1964, C.P. Gallego (MA-Lich 2966). Santiago de Compostela, 29TNH34, 320 m, sobre roble, 26-VI-1982, B. Marcos (SALA-L 1986). Vedra, Pazo Santa Cruz de Rivadulla, 29T54714 473567, 125 m, sobre *Cryptomeria japonica* (cedro japonés), 28-II-2009, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 115, 116, 117, 118 y 119). Xanceda, Mesía, 29TNH57, 375 m, sobre *Pinus pinaster*, 11-VII-1989, A. García (SANT 6355). **Lugo:** Ancares, 29TPH74, 1500 m, 20-VI-1992, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8879). Campo de la Cruz, Muras, 29TPJ01, 600 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6422). Sierra de Caurel, Froxan, 29TPH4412, 480 m, sobre *Quercus robur*, IX-1989, J. Álvarez (SANT-Lich 8644). **Navarra:** Bera de Bidasoa, Barrio de Kaule, monte cercano a Larrún, 30TXN09, 500 m, conglomerado, 31-X-1993, J. Etayo (MA-Lich 5887). **Orense:** Entrimo: A Terrachán, O Real, 29T57322464250, 500 m, sobre *Pinus pinaster*, 21-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 11 y 13); id.: Río Pacín, 29T57470464240, 470 m: sobre *Alnus glutinosa*, 8-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 45); id.: sobre *Quercus suber*, 8-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 38, 40 y 42); ib.: Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xuré: Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m, sobre *Quercus robur*: 7-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 161 y 163); id.: 13-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 197); ib.: mirador de San Rosendo do Pedreiríño, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 328). **Pontevedra:** Couso, Coto de Couso, Río Ulla, 29TNH33, 50 m, sobre *Quercus robur*, 21-VI-1982, E. Barreno, A. Crespo & L.G. Sancho (VAL-Lich 5239 y 5240). Gaxate-Berducido, 29TNG4895, 350 m, sobre *Quercus robur*, 3-VIII-1985, L. Bahillo (SANT-Lich 136/1). La Guardia, 29TNG03, 150 m, XII-1897, P. Merino (MA-Lich 2953). Cercedo, bosque en pendiente al sur del Río Lerez a poca distancia de Cercedo, 400 m, a media sombra en partes de toscas de corteza en la mitad del troco y bajo la copa de aciculifolios viejos en *Usneetum rubigineae*, NW, pH 6'5, VII-1975, G. Follmann (MAF-Lich. 917). Pazo de Oca, 150 m, sobre entramado de parra en viga vertical (madera blanca tipo chopo o álamo), 14-X-2000, M.J. Pérez Alonso (Hb. Ortega 440, 441 y 442). **Salamanca:** Monsagro, 29TQE38, 1050 m, sobre *Pinus pinaster*, 28-X-1984, B. Marcos (SALA-L 1724).

PORTUGAL. Algarve: Cao, cerca de Aljezur: 29SNB13, 160 m, sobre *Arbutus unedo*, 20-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 3335); id.: Serra do Espinhaço, 29SNB13, 160 m, sobre *Quercus suber*, vegetación de *Myrto-Querceto suberis*, 20-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 3023). Itinerario Barranco do Velho-Parizes, 29SPB02, 520 m, sobre *Quercus suber*, 26-XII-1998, C. Pinto Gomes (VAL-Lich 10009). Monchique, Entre Monchique y Aljerce, Serra de Monchique, 29SNB43, 450 m, sobre *Quercus suber*, vegetación de *Sanguisorbo-Querceto suberis*, 22-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 2073). **Baixo Alentejo:** Setubal, entre Aguas de Moura y Setubal, 29SNC27, 30 m, sobre *Quercus suber*, vegetación de *Oleo-Querceto suberis*, 18-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 3017). Odemira, 29SNB45, 50 m, sobre *Quercus suber*, 7-V-1995, C. Gómez Ferreros (Hb. Ortega 260, 261, 268 y 269). **Beira Litoral:** Batalha, EcoParque Sensorial da Pia do Urso, 29S 52439 438322, 430 m, sobre *Quercus faginea*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 212). **Estremadura:** Lisboa, Sintra: Castelo dos Mouros, 29SMC69, 450 m, sobre epífitos del suelo, 26-X-2005, E. Serriñá & R. Arroyo (Hb. Ortega 424); id.: carretera al Jardín de Monserrate, 29SMC69, 450 m: sobre *Pinus pinaster*, 29-III-1992, L. Balaguer (Hb. Ortega 250, 252, 253, 254, 255 y 256); id.: sobre *Quercus suber*, 5-V-1995, C. Gómez Ferreros (Hb. Ortega 201, 202 y 207). **Minho:** Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portas de Lamas de Mouro, 29T56647 465424, 950 m, sobre *Betula pendula*, E. Araujo & E.M. Díaz (Hb. Araujo 40).

25. *Usnea silesiaca* Motyka

ESPAÑA. Asturias: Redes, Parque Natural de Redes: hayedo de Redes, de Valdebezón a Brañagallones, 30T 3112 47742, 1319 m, sobre *Fagus sylvatica*, 6-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 104018); id.: Pueblo de Orlé, senda hacia Pendones, bosque de ribera con fresnos, robles y arces a lo largo del río Orlé, 30T 3129 47847, 780 m, sobre *Salix caprea*, 5-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103922, 103923, 103932, 103959 y 103960). **Cáceres:** Cabezuela del Valle, Valle del Jerte, Garganta de los Infiernos, 30T26745 445618, 823 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-IV-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 255). **Cantabria:** Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Quercus petraea*, 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 241, 243 y 244); id.: sobre *Fagus sylvatica*, 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 246, 247 y 248). **Jaén:** Montizón, Venta de los Santos, cerca del embalse del río Dañador, 38°24' N 3°2' W, 700 m, sobre tronco y ramas de *Quercus faginea*, 24-VII-2011, B. Zamora & J.C. Zamora (Hb. Araujo 257). **Lugo:** Campo da Cruz, Muras, 29TPJ01, 600 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6478, 6507). Curro de Candaoso, As Lobeiras, 29TPJ12, 550, Pinus pinaster, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5002). **Madrid:** Montejo de la Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m: sobre *Erica arborea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 302); id.: sobre *Prunus avium*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 301); id.: sobre *Quercus petraea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 305). Canencia, Puerto de la Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 291). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m, sobre *Quercus faginea*, 22-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 104). **Navarra:** Irati: 30T XN46, 950 m (Hb. Etayo 39); id.: 30T651 4761, 1000 m, hayedo -abetal, 1-XI-2003, E. Serriñá (Hb. Araujo 76). Leizalarrea, 30TWN87, 600 m: sobre *Quercus robur*, 3-VIII-1986, J. Etayo (Hb. Etayo 27 y 32); id.: tronco de *Quercus robur*, 3-VIII-1986, J. Etayo (Hb. Etayo 34). San Miguel de Aralar, Puterri, 30TWN85, 1200 m, sobre *Fagus sylvatica*, J. Etayo (Hb. Etayo 19). **Orense:** Entrimo, Río Pacín, 29T57470464240, 470 m: sobre *Quercus suber*, 8-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 43); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 4-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 173). Salgueiro, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, Alvite, pista hacia Salgueiro, refugio, 29T58304463959, 1035 m, sobre *Betula* sp., 1-X-809, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 185). Queguas, ruta al Dolmen, 29T57331464760, 1050 m, sobre la parte superior de un muro granítico cubierto de musgo, bajo el dosel arbóreo, 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 206); id.: sobre *Quercus robur*, 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 202). **Pontevedra:** Campelo, 29TNG5848, 25 m, sobre *Quercus robur*, 8-VIII-1985, L. Bahillo (SANT-Lich 185/2). Cuenca del Giesta, 29TNG5746, 675 m, sobre *Quercus robur*, 8-VIII-1986, L. Bahillo (SANT-Lich 163). **Teruel:** Puebla de Valverde, Sierra de Javalambre, Fuente de la Cederilla, 30TXK6950, 1500, sobre *Pinus sylvestris*, 12-V-1995, S. Fos (VAL-Lich 11026).

PORTUGAL. Minho: Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês: Portela do Home, 29T57223462839, 740 m: sobre *Quercus robur*, 9-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 35); id.: 8-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 176 y 177); id.: Serra da Peneda, carretera hacia Castro Laboreiro, 29T57036465366, 1000 m, sobre *Quercus robur*, 10-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 164). Várzea Travessa, Castro Laboreiro, Melgaço, 29T NG692546, 800 m, sobre *Quercus robur*, 9-IX-2014, A. Fontecha, B. Gutiérrez & C. Rodríguez (Hb. Araujo 79).

26. *Usnea subcornuta* Stirt.

ESPAÑA. Huelva: El Acebuche, Parque Nacional de Doñana, 29S71694410280, 48 m, sobre techumbre de paja de un mirador, 7-XII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 236).

PORTUGAL. Ribatejo: Setubal, entre Aguas de Moura y Setubal, 30 m, sobre *Quercus suber*, S. Fos (VAL-Lich s. n.).

27. *Usnea subfloridana* Stirt.

ESPAÑA. Álava: Altube, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica* y junto a *Usnea fulvoreagens* (en ramas), esta especie es abundante en un tronco orientado al N en toda su extensión, *J. Etayo* (MAF-Lich. 1551). **Albacete:** Riópar: Chorros del Río Mundo, 30SWH46, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, orientación NE, 26-V-1984, *P.P. Moreno, J.M. Egea & P. Torrente* (MUB-Lich C6-S25); id.: Nacimiento del Río Mundo, Riópar, 1000 m, 12-II-2004, *C. Gómez Ferreras* (Hb. Ortega 462). **Asturias:** Redes, Parque Natural de Redes: Alrededores del lago Ubales y pico Cascayón, cuarcitas, 30T 3083 47747, 1690 m, sobre *Fagus sylvatica*, 8-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 104074); ib.: hayedo de Redes, de Valdebezón a Brañagallones: 30T 3113 47738, 1354 m, sobre *Fagus sylvatica*, 6-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103987, 104019, 104021, 104022, 104023 y 105349); ib.: 30T 3112 47742, 1181 m: sobre *Crataegus monogyna*, 6-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 104041); ib.: sobre *Fagus sylvatica*, 6-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 104029, 104031); ib.: sobre *Ilex aquifolium*, 6-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 104033 y 104034); ib.: sobre *Crataegus monogyna*, 6-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 104037, 104039 y 104040); id.: Parque Natural de Redes, Pueblo de Orlé: Senda hacia Pendones, bosque de ribera con fresnos, robles y arces a lo largo del río Orlé, 30T 3129 47847, 780 m, sobre *Corylus avellana*, 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103924 y 103936); id.: sobre *Salix caprea*, 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103933); id.: sobre *Malus* sp., 5-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103938); ib.: senda Vegabaxu, robledal (*Quercus petraea*) orientación suroeste, 30T 3172 47791, 1026 m: sobre *Castanea sativa*, 7-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103797, 103800); id.: sobre *Quercus petraea*, 7-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103798); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 7-IX-2012, *E. Serriñá & E. Araujo* (MACB 103799, 103805, 103806 y 103807). **Somiedo**, Valle del Lago, Hayedo, 29T72640 477313, 1350 m, sobre *Fagus sylvatica*, 11-XI-2009, *L. Álvarez* (Hb. Araujo 225). **Teverga**, Puerto Ventana, 29TQH47, 900 m, sobre haya, 15-V-1985, *J. Muñoz Fuente* (MA-Lich 4099). **Ávila:** El Tiemblo, Castañar de El Tiemblo, castaño centenario, 30T37126 446829, 1120 m: sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, *E. Araujo, M. Cervera & I. González* (Hb. Araujo 281, 282, 283 y 284); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 5-VI-2011, *E. Araujo, M. Cervera & I. González* (Hb. Araujo 279 y 280). **Badajoz:** San Vicente de Alcántara: Puerto de Elice, 29SPD6966, 540 m, sobre *Quercus suber*, 28-IX-1993, *S. Fos & E. Barreno* (VAL-Lich 4647); id.: Sierra Medina, La Venta, 29SPD6368, 530 m, sobre *Quercus suber*, 28-IX-1993, *E. Barreno & S. Fos* (VAL-Lich 4648 y 4626). **Cáceres:** Cabezuela del Valle, Valle del Jerte, Garganta de los Infernos, 30T26745 445618, 823 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-IV-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 252 y 255). **Casar de Palomero**, Sierra de Sta. Bárbara, El Pasil, 29TQE3464, 490 m, sobre *Quercus suber*, 8-VIII-1990, *S. Fos* (VAL-Lich 4604). **Sierra de San Pedro**, Embalse, 29S66694 436966, 400 m, sobre *Quercus suber*, 16-V-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 3). **Cantabria:** Camaleño, PN Picos de Europa, Fuente Dé, 30TUN5278, 1142 m, hayedo sobre calizas, 15-XI-2003, *G. Amo, A.R. Burgaz, I. Martínez & M. Otálora* (Hb. Araujo 157). **Puerto de San Glorio**, 30TUN56, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, *J. Etayo* (Hb. Etayo 1). **Saja**, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, Canal del Infierno, 30T39426 477272, 780, sobre *Fagus sylvatica*, 6-III-2011, *E. Araujo* (Hb. Araujo 247 y 248). **Castellón:** El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, *S. Fos & A. Calatayud* (VAL-Lich 11292). **Morella**, masía del Boix de Dalt, 30TYK4198, 940 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-VII-1998, *S. Fos* (VAL-Lich 11062 y 11063). **Ciudad Real:** Mestanza, Sierra Madrona, Pico Rebollera: ladera norte, 30SVH07, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 11-XI-1989, *F. Sarrión* (MACB 40656). Solana del Pino, 30SVH05, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 11-XI-1989, *F. Sarrión* (Hb. Sarrión 113-2). **Cuenca:** Pinar de Valsalobre, proximidades de las simas Juan Herranz I y II, 30T57175449923, 1385 m, sobre *Pinus sylvestris*, 31-X-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 222). **Guadalajara:** Cantalojas, Parque Natural de Tejera Negra: 30T4684565, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-III-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 135 y 137); id.: 30T468645653, 1600 m, sobre *Fagus sylvatica*, 21-III-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 140). **El Cardoso de la Sierra**, 30T46032454938, 1275 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 23-XI-2008, *E. Araujo & L. Álvarez* (Hb.

Araujo 90 y 92). **Huelva:** Aracena, Parque Natural de Aracena y Picos de Aroche, carretera a Campofrío, A-479 km 7, 29SQB 139903, 550 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 324). Galaroza, Sierra Navahermosa, La Suerte, 29SQC0400, 680 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4601, 4605, 4625, 4640-B, 4652, 10583 y 10584). Los Marines, Sierra de San Ginés, 29SQB0897, 760 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4636 y 4653). **Huesca:** Selva de Oza, Valle de Hecho, 30TXN8645, 1250 m, sobre *Pinus sylvestris*, 18-VII-1973 (JACA 1829 y 1844). **Jaén:** Montizón, Venta de los Santos, cerca del embalse del río Dañador, 38°24' N 3°2'W, 700, sobre tronco y ramas de *Quercus faginea*, 24-VII-2011, B. Zamora & J.C. Zamora (Hb. Araujo 259). **La Coruña:** Carroipaz, Curtis, 29TNH77, 500 m, 11-XI-1966, Dalda (MACB 25783). **León:** Arroyo de La Tabliza, 30TTN8944, 1050 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 9-VI-1997, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3497). Base Pico Águila, 30TTN8946, 1220 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IV-1997, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3489 y 3499). Burbia, 29TPH84, 950 m, sobre *Quercus petraea*, 15-IX-1988, A. Terrón (LEB 840). Cacabelos, 29TPH81, 500 m, sobre corteza, 11-VIII-1984, J. Muñoz Fuente (MA-Lich 4098). La Pola de Gordón, 30TTN8248, 960 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IV-1997, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3487). Lillo del Bierzo, 29TPH93, 700 m, sobre *Castanea sativa*, 15-IV-1996, A. Terrón (LEB s. n.). Pinar Pelosas, 30TTN9041, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IV-1997, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3498). Puerto del Pando, 30TUN35, 1300 m, sobre *Quercus petraea*, J. Etayo (Hb. Etayo 2). Valcueva, 30TTN9747, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 9-VI-1997, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3493 y 3495). Valle de Hormas-Riaño, 30TUN36, 1300 m, sobre *Quercus petraea*: 24-VIII-1993, A. Terrón (LEB 2067); id.: 8-IX-1993, A. Terrón (LEB 2743). Valle de Mirva-Burón, 30TUN36, 1300 m, sobre *Fagus sylvatica*, 7-VII-1987, A. Terrón (LEB 868 y 882). Valsemana, 30TTN8134, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-XII-1996, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3490). **Lugo:** Ancases, 29TPH74, 1500 m, 20-VI-1992, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8882 y 8868). Campo da Cruz, Muras, 29TPJ01, 600 m, sobre *Quercus robur*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6478). Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 164 y 184). Fonsagrada, Pedreira, 29TPH57, 900 m, sobre *Quercus robur*, 18-VIII-1985, C. P. Valcárcel (SANT-Lich 7904). Monforte de Lemos, 29TPH20, 340 m, sobre *Castanea sativa*, I-1986 (SANT-Lich 6367). Seoane, Sierra de Caurel, de Seoane a Pacios, 29TPH5222, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica*, IX-1989, J. Álvarez (SANT-Lich 8641). **Madrid:** Bocigano, cerca de Cardoso de la Sierra, 30TVL65, sobre *Quercus pyrenaica*, 7-XI-1993, E. Serriñá (Hb. Ortega 77). Canencia, Abedular de Canencia, Arroyo de Canencia: 30TVL33, 1350 m, sobre corteza de *Pinus sylvestris*, 29-V-1986, E. Manrique (Hb. Ortega 8); id.: 30T43594452413, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 24-X-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 63); id.: 30T43555452482, 1500 m, sobre *Pinus sylvestris*, 24-X-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 65). Montejo de la Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m: sobre *Corylus avellana*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 298); id.: sobre *Fagus sylvatica*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 303); id.: sobre *Prunus avium*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 301); id.: sobre *Quercus petraea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 305); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 299). Puerto de la Morcuera, bajada a Pinilla del Valle, 30T42879 452572, 1400 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 12-V-2013, E. Serriñá (Hb. Araujo 309). San Lorenzo de El Escorial, Silla de Felipe II, 30TVK09, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-IV-1993, E. Serriñá (Hb. Ortega 91). San Martín de Valdeiglesias, Casa Forestal, Cerro de San Juan, 30TUK86, 800 m, sobre *Quercus rotundifolia*, orientación NW, 7-VI-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 111). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m, sobre *Quercus faginea*, 22-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 104). Torrelozones, Urbanización La Berzosa, frente a Universidad Nebrisensis, 30TVK29, 875 m, sobre *Cistus ladanifer*, 23-X-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 72). **Murcia:** Rambla de Roy, Sierra de Carrascos, 30SXG51, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 10-II-1979, X. Llimona (MUB-Lich s. n.). **Navarra:** Aralar, 30TWN85, sobre *Fagus sylvatica*, J. Etayo (Hb. Etayo 30). Iratj, 30T XN46, 950 m (Hb. Etayo 39). Larra, 30TXN74, 1700 m, sobre *Fagus sylvatica*, 27-VIII-1988, J. Etayo (Hb. Etayo 20). Mendaur, 30TXN07, 750 m, sobre *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 29). Quinto Real, 30TXN26, 850 m, sobre *Larix*, J. Etayo (Hb. Etayo 28). San Miguel de Aralar, Puterri, 30TWN85, 1200 m, sobre *Fagus sylvatica*, J. Etayo (Hb. Etayo 19). Urbasa, 30TWN74, 960

m, sobre *Crataegus*, 3-VIII-1986, J. Etayo (Hb. Etayo 31). Zugarramurdi, 30TXN19, 200 m, sobre *Sambucus nigra*, J. Etayo (Hb. Etayo 9). **Orense:** Aceredo, A Escusalla, 29T57131463754, 430 m, sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 49). Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés: pista hacia Salgueiro, refugio, 29T58304463959, 1035 m: sobre *Betula* sp., 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 184 y 185); id.: sobre *Ulex* sp., 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 186); id.: sobre *Pinus sylvestris*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 181 y 182); id.: sobre *Erica arborea*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 187); ib.: Caldos (Santa María), carretera hacia Reparde, 29T58273464404, 700 m: sobre *Quercus robur*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 189 y 190); id.: sobre *Castanea sativa*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 196). Entrimo, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, mirador de San Rosendo do Pedreirío, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 336). Invernadeiro: 1000 m, sobre *Quercus robur*, 21-VI-1973, S. Castroviejo & A. Crespo (MAF-Lich. 2488 y 2490); id.: Sierra de Invernadeiro, barranco del Guasenza, 29TPG3772, 1000 m, sobre brezo, 12-VII-1988, R. Carballal (SANT-Lich 7691). Prado-Invernadeiro, 29TPG36, 1200 m, 12-VII-1979 (SANT-Lich 1208). Queguas, ruta al Dolmen, 29T57331464760, 1050 m: sobre la parte superior de un muro de granito cubierto de musgo, expuesto, 12-VIII-2008, E. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 19 y 27); id.: sobre la parte superior de un muro granítico cubierto de musgo, bajo el dosel arbóreo, 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 205); id.: sobre *Quercus robur*: 12-VIII-2008, E. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 17, 20, 21, 22 y 24); id.: 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 200, 201, 203 y 204). **Palencia:** Velilla del Río Carrión, cueva de Honseca, 30T34820 474520, 1500 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-X-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 290, 291, 292 y 293). **Pontevedra:** Aranza, 29TNG3785, sobre *Quercus robur*, 26-VII-1986, L. Bahillo (SANT-Lich 84). **Salamanca:** Béjar: 30T26303 447344, 1175 m, sobre *Castanea sativa*, 27-XI-2004, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 234); id.: 30TTK67, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2000). Casillas de Flores, 29TPE97, 825 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos (SALA-L 1999). Cerceda de la Sierra, 29TQE49, 1000 m, sobre *Quercus faginea*, 16-XII-1979, B. Marcos (SALA-L 1952, 1996 y 2006). Cilleros de la Bastida, 29TQE49, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 6-III-1983, B. Marcos (SALA-L 1992). El Cabaco, Peña de Francia, 29TQE49, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-IX-1980, B. Marcos (SALA-L 2008). Fuenteguinaldo, 29TPE97, 835 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 14-V-1982, B. Marcos (SALA-L 444). Fuentes de Béjar, 30TTK78, 900 m, sobre *Pinus pinea*, 16-XI-1980, B. Marcos (SALA-L 2002 y 2033). Las Batuecas, 29TQE48, 650 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-II-1981, B. Marcos (SALA-L 2001). Linares de Riofrío, 30TTK59, 950 m: sobre *Castanea sativa*, 1-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 1995); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 12-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1991, 2029 y 2039). Mogarraz, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3-X-1981, B. Marcos (SALA-L 1994). Monsagro, 29TQE38, 1050 m, sobre *Pinus pinaster*, 28-X-1984, B. Marcos (SALA-L 1413). Nava de Francia, 29TQE49, 1135 m: sobre *Castanea sativa*, 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 1966); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 2009). Navasfrías: Puerto de Corrigahonda, 29TPE86, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos (SALA-L 1998, 2003, 2032). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m: sobre *Pinus sylvestris*, 27-IX-1981, B. Marcos (SALA-L 2034); id.: sobre *Quercus pyrenaica*: 19-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2052); id.: 27-IX-1981, B. Marcos (SALA-L 1993); 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 2027). Villasrubias, 29TQE06, 850 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981, M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos (SALA-L 2005, 2011 y 2030). **Teruel:** Lécera, Carretera de Lécera a Alarcón, 30TXL94, 700 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 19-VII-1995, E. Serriá (Hb. Ortega 219). Orihuela del Tremedal, Puerto de Orihuela del Tremedal, 30TXK142827, 1650 m, sobre *Pinus sylvestris*, 4-IX-2010, M. Vivas & V.J. Rico (MAF-Lich. 16819). **Toledo:** Los Navalucillos, Montes de Toledo, Las Becerras, Arroyo del Chorro, 30SUJ5779, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*; encinar, 26-III-1995, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7263). San Pablo de los Montes, 30SUJ87, 850 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-I-1990, I. Martínez & A.R. Burgaz (MACB 40656). **Valencia:** Serra, Serra Calderona, Montañas de Porta-Coeli, barranco Saragutillo, pie de monte, orientación SSE, 30SYJ1799, 550 m, sobre *Quercus suber*, 8-III-1992, M.A. Codoñer & S. Fos (VAL-Lich 10016). **Zamora:** Puebla de Sanabria: Antigua

N-6, a 7km de Puebla de Sanabria, 29T70413465937, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 55); id.: Laguna de los Peces, 29T68766 467160, 1700 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-IV-2012, E. Araujo, J. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 295, 296 y 297); id.: Unglide, 29T69719 465543, 975 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-XI-2003, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 73). San Martín de Castaneda, Campin El Folgoso, 29TPG9067, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VII-1997, A.F. Salegui & J. Andrés (LEB 34812).

PORTUGAL. Alto Alentejo: Bencatel, Sierra de Ossa, 29SPC2983, 280 m, sobre *Quercus suber*, en pizarras, 10-XII-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 343). **Beira Alta:** Manteigas, Serra da Estrela, Parque Natural de Serra da Estrela, cabecera del río Zêzere, 29T6212 44646, 1550 m, abedular sobre granitos, 2-V-2007, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 107). **Minho:** Peneda, Serra da Peneda, carretera hacia Castro Laboreiro, 29T57036465366, 1000 m, sobre *Quercus robur*, 10-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 164 y 165). **Trás os Montes e Alto Douro:** Nogueira, Sierra de Nogueira, 29T6787 46250, 1060 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 20-II-2005, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 306). Rebordãos, Sierra de Nogueira, 29TPG786267, 1050 m, sobre *Betula alba*, 6-IX-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 344).

28. *Usnea subgracilis* Vain.

ESPAÑA. Pontevedra: Moscoso, 29TNG4286, 300 m, sobre *Quercus robur*, 15-V-1985, L. Bahillo (SANT-Lich 55/1).

PORTUGAL. Minho: Peneda, Parque Natural da Peneda-Gerês, Portela do Home, 29T57223462839, 740 m, sobre *Quercus robur*, 8-VIII-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 176).

29. *Usnea subscabrosa* Nyl. ex Motyka

ESPAÑA. Badajoz: Jerez de los Caballeros, Ctra. Zahinos-Higuera de Vargas, km 3, 29SPC7746, 300 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4610, 4659, 10018, 10579, 10619, 10688, 10689, 10746, 10747, 10811 y 11921). **Cáceres:** Sierra de San Pedro, Embalse, 29S66694 436966, 400 m, sobre *Quercus suber*, 16-V-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 2 y 3). **Cádiz:** Los Barrios, El Mojón, 30STF6713, 140 m, sobre *Quercus suber*, 18-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4613). Jimena de la Frontera, Sierra del Aljibe. Entre Jimena-La Saucedá, 30STF7540, 220 m, sobre *Quercus suber*, 19-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4608). Parque Natural de los Alcornocales, Ruta del Río de la Miel, 30S27514 399925, 127 m, sobre *Quercus suber*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 263). Sierra de Ojén, 30STE68, 250 m, sobre *Quercus suber*, 31-XII-1992, G. Aragón & al. (Hb. Ortega 193, 194, 195 y 197). Tarifa: Sierra de Saladavieja, El Tiradero, 30STF6705, 200 m, sobre *Quercus suber*, 17-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4645); id.: Sierra del Cabrito, Puerto del Bujeo, 30STE7195, 460 m, sobre *Quercus suber*: 18-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4621); id.: 28-VI-1988, E. Barreno (VAL-Lich 4611). **Gerona:** Caldes de Malavella, Ctra. Llagostera-Caldes de Malavella, km 5, 31TDG8831, 100 m, sobre *Quercus suber*, 11-X-1991, S. Fos (VAL-Lich 4609, 4616, 4617, 4624, 10017 y 10618). La Selva, Tossa, Torrent d'Aigua-fina, 31T49105 462214, 50 m, sobre *Quercus suber*, 24-VII-1985, M. Boqueras (BCN-Lich 3855). **Huelva:** Galaroza, Sierra Navahermosa, La Suerte, 29SQC0400, 680 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4630-C). Punta Umbría, El Patín, 29SPB81, 9 m, sobre *Quercus suber*, 9-V-1995, C. Gómez Ferreras (Hb. Ortega 211).

PORTUGAL. Algarve: Alferce, Serra de Monchique: entre Monchique y Alferce, 29SNB43, 500 m, sobre *Quercus suber*, 30-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 4614); id.: 29SNB4231, 365 m, sobre *Quercus suber* en suelos graníticos, 8-XII-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 341). Cao, Serra do Espinhaço, cerca de Aljezur, 29SNB13, 160 m, sobre *Quercus suber*, 20-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 4655, 4656, 10587 y 10588). Serra do Caldeirão: Barranco do Velho, 29SPB02, 250 m, sobre *Quercus suber*, 22-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 4668); id.: Itinerario Barranco do Velho-Parizes, 29SPB02, 520 m,

sobre *Quercus suber*, 26-XII-1998, C. Pinto Gomes (VAL-Lich 10620, 10621 y 10622). **Baixo Alentejo:** Odemira: Serra do Cercal, Fonte Soude, 29SNB45, 175 m, sobre *Quercus suber*, 20-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 4612 y 10578); id.: 29SNB45, 50 m, sobre *Quercus suber*, 7-V-1995, C. Gómez Ferreros (Hb. Ortega 257 y 267). Vilanova de Milfontes, Cacem, 29SNB26, 60 m, sobre *Quercus suber*, L. Balaguer (Hb. Ortega 236, 237, 238 y 239). **Estremadura:** Sintra, carretera al Jardín de Monserrate, 29SMC69, 450 m: sobre *Pinus pinaster*, 29-III-1992, L. Balaguer (Hb. Ortega 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249 y 251); id.: sobre una roca, 5-V-1995, C. Gómez Ferreras (Hb. Ortega 199, 200, 203, 204, 205, 206 y 209). **Ribatejo:** Entre Aguas de Moura y Setubal, 29SNC27, 30 m, sobre *Quercus suber*, 18-V-1990, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 4666 y 4667).

30. *Usnea substerilis* Motyka

ESPAÑA. Ávila: El Tiemblo, Castañar de El Tiemblo, castaño centenario, 30T37126 446829, 1120 m: sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 281); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 276). Mazalinos, Sierra del Tremedal, 30TTK76, 1200 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VI-1992: I. Ibáñez (MA-Lich 4853 y 4854); id.: I. Ibáñez & A.R. Burgaz (MACB 52711). **Cáceres:** Cabezuela del Valle, Valle del Jerte, Garganta de los Infernos, 30T26745 445618, 823 m, sobre tocón seco, 2-IV-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 256). Sierra de San Pedro, Embalse, 29S66694 436966, 400 m, sobre *Quercus suber*, 16-V-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 1 y 2). **Castellón:** El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, S. Fos & A. Calatayud (VAL-Lich 11001 y 11287). **Ciudad Real:** Fuencaliente, nacimiento del río Cerceda, 30SUH76, 1150 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 30-IV-1990, F. Sarrión (MACB 44643; Hb. Sarrión 113-2). **Cuenca:** Las Majadas, Sierra de Las Majadas, Peñarubia, 30TWW8257, 1300 m, sobre *Quercus faginea*, en quejigar, 23-IV-1998, G. Aragón & I. Martínez (MACB 73534). **Granada:** Polopos, Haza del Lino, Sierra de la Contraviesa, 30SVF7174, 1300 m, sobre *Quercus suber*, 3-IV-1991, S. Fos (VAL-Lich 4602). **Guadalajara:** Cantalojas, Parque Natural de Tejera Negra: 30T4684565, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-III-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 136); id.: 30T468645653, 1600 m, sobre *Fagus sylvatica*, 21-III-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 140). El Cardoso de la Sierra, 30T46032454938, 1275 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 23-XI-2008, E. Araujo & L. Álvarez (Hb. Araujo 92). Selas, quejigar de Selas, 30TWL73, 1250 m, sobre quejigo, 18-IV-1997, E. Serriñá (Hb. Ortega 336 y 340). **Guipúzcoa:** Legazpia, Monte Gorostiaga, 750 m, sobre *Quercus petraea* e híbridos con *Quercus pyrenaica*, Orientación NE-N, muy húmedo, 31-XII-1983, B. Aguirre (MAF-Lich. 1550). **Jaén:** Despeñaperros, 30S4546 42472, 576 m, sobre *Quercus ilex*, 23-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 274). **León:** Valcueva, 30TTN9747, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 9-VI-1997, A.F. Salegui & A. Terrón (LEB 3494). **Lérida:** L. Montellá, Sierra del Cadí, camino al refugio de Prat d'Aguiló, 31TCG9387, 1600 m, en el suelo y sobre *Pinus sylvestris*, 2-VII-1996, B & M (Hb. Araujo 152 y 153). **Lugo:** Los Ancares, 29TPH74, 800 m, 3-X-1973, A. Fernández (MAF-Lich. 2484). Guitiriz, Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre tocones de *Pinus pinaster* y *Pinus sylvestris*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 155). **Madrid:** Bustarviejo, 30TVL42, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, S. Ortega (Hb. Ortega 88). Canencia: 30T43594452413, 1450 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 24-X-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 61); id.: Puerto de La Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Pinus sylvestris*, 2-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 278). Cercedilla, Valle de la Fuenfría, 30TVL11, 1300 m, sobre *Pinus sylvestris*, 7-V-1973, A. Crespo (MAF-Lich. 2486). Montejo de la Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250 m: sobre *Corylus avellana*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 298); id.: sobre *Quercus petraea*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 305); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 15-II-1992, A. Buades (Hb. Ortega 106). San Lorenzo de El Escorial, Ermita de la Virgen de Gracia, bosque de La Herrería, 30T40223 449196, 925 m, sobre *Quercus pyrenaica* (zona basal), 16-II-2009, P. Marín & A. Ventre (Hb. Araujo 110 y 125). Torreaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m, sobre *Acer monspessulanum*, 20-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 95). **Murcia:**

Rambla de Roy, Sierra de Carrascoy, 30SXG51, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 4-XII-1983, P. Torrente (MUB-Lich s. n.; SEVF-L 8). **Navarra:** Monte Adi, Hayedos de Quinta Real, 1150 m, sobre *Larix kempfeni*, 20-VII-1984, B. Aguirre (MAF-Lich. 1581). **Orense:** Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, pista hacia Salgueiro, 29T58351463938, 1125 m, sobre *Erica arborea*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 188). Bemposta, 29TPG34, 275 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 18-VI-1980, A. Crespo (MAF-Lich. 1580). **Palencia:** Velilla del Río Carrión, cueva de Honseca, 30T34820 474520, 1500 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-X-2010, E. Araujo (Hb. Araujo 290 y 293). **Salamanca:** Béjar: 30T26303 447344, 1175 m, sobre *Castanea sativa*, 27-XI-2004, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 230, 231 y 232); id.: 30TTK67, 1100 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2000 y 2004). Cereceda de la Sierra, 29TQE49, 1000 m, sobre *Quercus faginea*, 16-XII-1979, B. Marcos (SALA-L 2006). El Cerro, 30TTK56, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2048). Horcajo de Montemayor, 30TTK57, 800 m, sobre *Populus nigra*, 3-V-1981, B. Marcos (SALA-L 1971). Lagunilla, 30TTK46, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 2007). Las Batuecas, 29TQE48, 650 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-II-1981, B. Marcos (SALA-L 1975). Linares de Riofrío, 30TTK60, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1973 y 2035). Mogarraz, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 3-X-1981, B. Marcos (SALA-L 1962, 2013 y 2028). Peña de Francia, 29TQE49, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*: 19-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1989); id.: 27-IX-1981, B. Marcos (SALA-L 1993). Serradilla del Arroyo, 29TQE28, 900 m, sobre *Pinus pinaster*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1974). **Segovia:** La Granja de San Ildefonso, Jardines, 30T41587 452737, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 20-III-2009, R. Arroyo (Hb. Araujo 145, 146, 147 y 148). Riofrío de Riaza, valle del río Riaza, La Cañada, 30TVL6364, 1575 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 30-IV-1994, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 5114). San Rafael, 30TVL00, 1350 m, 22-V-1922, G. Sampaio (MA-Lich 2941). **Soria:** La Laguna Negra, 30T51289 464972, 1700 m, sobre *Fagus sylvatica*, 13-III-2011, I. González (Hb. Araujo 330). **Teruel:** Bronchales, carretera A2515, km 30, hacia Teruel, cerca del roble viejo, 30TXK244879, 1375 m, sobre *Quercus ilex*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102337 y 102338). Noguera de Albarracín, hacia Orihuela del Tremedal, carretera A1512, área recreativa Peña del Castillo, pitón dacítico, 30TXK159808, 1580 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-IX-2010, E. Araujo, E. Serriñá & R. Arroyo (MACB 102272). Sierra de Albarracín, pitón dacítico, 30TXK28, 1650 m, sobre melojo, 12-VI-1992, E. Serriñá (Hb. Ortega 120). **Toledo:** Los Navalucillos, Montes de Toledo, Las Becerras, Arroyo del Chorro, 30SUJ5979, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia* (ramas), encinar, 2-IV-1995, G. Aragón, A. Herrero & I. Martínez (MA-Lich 7186). Navamorcuende, ascenso a las Cruces, vertiente sur, 30TVK5146, 1250 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-XII-1994, S. Vázquez & G. Muñoz (MACB 60347). San Pablo de los Montes, 30SUJ87, 850 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 7-I-1990, I. Martínez & A.R. Burgaz (MACB 40690). **Valladolid:** Embalse de la Sta. Espina-Castromonte, 30TUM2825, 750 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-II-1992, A. Úbeda & A. Terrón (LEB s. n.). **Zamora:** Puebla de Sanabria, Antigua N-6, a 7km de Puebla de Sanabria, 29T70413465937, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 54 y 55). San Martín de Castaneda, Campin El Folgoso, 29TPG9067, 1000 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VII-1997, A.F. Salegui & J. Andrés (LEB 34812).

31. *Usnea wasmuthii* Räsänen

ESPAÑA. **Albacete:** Riópar: Lago de las Truchas, 30SWH46, 1100, sobre *Pinus nigra*, tronco, orientación N, a 170 cm del suelo, 26-V-1984, P.P. Moreno, J.M. Egea & P. Torrente (MUB-Lich C5-S27 y C5-S29); id.: Sierra del Calar del Mundo, río Mundo, 30SWH4957, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, encinar, 4-I-1996, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7413 y 7419). **Alicante:** Alcoy, Parc Natural de la Font Roja: Pinar de Sant Antoni, 30SYH1882, 930 m, sobre *Pinus halepensis*, 23-VII-1992, S. Fos (VAL-Lich 11059); id.: Cingleras del Baró, 30SYH1381, 1300 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 7-VII-1995, E. Calvo (VAL-Lich 11060). **Asturias:** Redes, Parque Natural de Redes, hayedo de Redes, de Valdebezón a

Brañagallones, 30T 3113 47738, 1354 m, sobre *Fagus sylvatica*, 6-IX-2012, E. Serriñá & E. Araujo (MACB 103986). **Ávila:** Mazalinos, Sierra del Tremedal, 30TTK76, 1200 m: sobre *Castanea sativa*, 10-VI-1992, I. Ibáñez (MA-Lich 4856); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VI-1992, I. Ibáñez (MA-Lich 4857). Navamediana, Garganta de Bohoyo, La Preturilla, ladera norte, 30TTK96, 1350 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 10-VII-1992: I. Ibáñez & A.R. Burgaz (MACB 52710); id.: I. Ibáñez (MA-Lich 4855). El Tiemblo, Castañar Centenario de El Tiemblo, 30T37126 446829, 1120 m, sobre *Quercus pyrenaica*: 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 276, 277, 278, 279 y 280); id.: sobre *Castanea sativa*, 5-VI-2011, E. Araujo, M. Cervera & I. González (Hb. Araujo 284). **Badajoz:** Jerez de los Caballeros, Ctra. a Higuera de Vargas, 29SPC8847, 440 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4629-B, 4642 y 4663). San Vicente de Alcántara: Sierra Medina, La Venta, 29SPD6368, 530 m, sobre *Quercus suber*, 28-IX-1993, E. Barreno & S. Fos (VAL-Lich 4626, 4641, 4649-A, 4649-B, 10585 y 10783); id.: S. Fos (VAL-Lich 4627-A y 4627-B); id.: Puerto de Elice, 29SPD6966, 540 m, sobre *Quercus suber*, 28-IX-1993, S. Fos & E. Barreno (VAL-Lich 4646, 4650, 10580 y 10616). **Cáceres:** Alía, Vega del Guadarranquejo, 30SUJ1772, 470 m, sobre *Quercus suber*, 12-VIII-1990, S. Fos (VAL-Lich 4619 y 4637). Cáceres, Sierra del Vidrio, Dehesa de Calabazas, 29SQD1045, 380 m, sobre *Quercus suber*, 10-VIII-1990, S. Fos (VAL-Lich 4638). Casar de Palomero, Sierra de Santa Bárbara, El Pasil, 29TQE3464, 490, sobre *Quercus suber*, 8-VIII-1990, S. Fos (VAL-Lich 4618-A y 4618-B). Cabezuela del Valle, Valle del Jerte, Garganta de los Infernos, 30T26745 445618, 823 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 2-IV-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 252, 253, 254 y 255). Hoyos, estribaciones de la Sierra de Santa Olalla, arroyo de Santa Catalina, 29TPE9348, 550 m, sobre *Olea europaea* (ramas); granitos, 5-IV-1996, G. Aragón, I. Martínez & A. Herrero (MA-Lich 7687). Ibor, Castañar de Ibor, Sierra de Porrinas, 30STJ9287, 700 m, sobre *Quercus suber*, 12-VIII-1990, S. Fos (VAL-Lich 4634). Plasencia, 29TQE4935, 380 m, sobre *Quercus suber*, 9-VIII-1990, S. Fos (VAL-Lich 4644). Sierra de San Pedro, Embalse, 29S66694 436966, 400, sobre *Quercus suber*, 16-V-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 1, 2 y 3). **Cádiz:** Grazalema, Sierra de Grazalema: 30STF8471, 1100 m, sobre *Quercus suber*, 19-III-1993, E. Barreno, V. Calatayud, M.J. Sanz, T.H. Nash III (VAL-Lich 4643 y 9996; Hb. Ortega 420); id.: Cerro del Montón, 30STF8574, 1100, sobre *Quercus suber*, 19-III-1993, E. Barreno, V. Calatayud, M.J. Sanz, T.H. Nash III (VAL-Lich 10582, 10615, 10812, 10813, 10927 y 10928). Parque Natural de los Alcornocales, Ruta de la Garganta de Puerto Oscuro, 30S26299 404492, 430 m, sobre *Olea europaea* var. *sylvestris*, 25-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 262). **Cantabria:** Puerto de San Glorio, 30TUN56, 1300 m, sobre *Quercus pyrenaica*, J. Etayo (Hb. Etayo 1). Saja, Parque Natural de Saja-Besaya, margen del río Saja, Canal del Infierno, 30T39426 477272, 780 m, sobre *Fagus sylvatica*, 6-III-2011, E. Araujo (Hb. Araujo 246 y 248). **Castellón:** Ahín, Sierra de Espadán, Los Noguerales, 30SYK2718, 725 m, sobre *Quercus suber*, 27-III-1992, E. Calvo & S. Fos (VAL-Lich 4991). Algimia de Almonacid, Sierra de Espadán, Barranco de Agua Negra, 30SYK2320, 800, sobre *Quercus suber*, 15091992, M.A. Corderoñer & S. Fos (VAL-Lich 4990). Azuebar, Sierra de Espadán, Barranco de la Mosquera: 30SYK2517, 725 m, sobre *Quercus suber*, 6-III-1992, S. Fos (VAL-Lich 4988); id.: umbría de la Peña Blanca, 30SYK2517, 730 m, sobre *Quercus suber*, 16-IX-1999, S. Fos, P. Temple & E. Barreno (VAL-Lich 10592, 10662 y 10714). Alcudia de Veo, Sierra de Espadán, Embalse de Benitandús, 30SYK2724, 350 m, sobre *Quercus suber*, 29-III-1992, M.A. Corderoñer & S. Fos (VAL-Lich 4989). El Toro, Sierra de El Toro, Rambla de Maricas, 30SXX7436, 1240 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 25-I-2000, S. Fos & A. Calatayud (VAL-Lich, 11002, 11294 y 11295). **Ciudad Real:** Fuencaliente: Río Cerceda: 30SUH85, 875 m: sobre *Quercus faginea* subsp. *broteroi*, 29-I-1990, F. Sarrión (Hb. Sarrión 55); id.: sobre *Quercus pyrenaica*: 29-I-1990, F. Sarrión (Hb. Sarrión 71); id.: 30-IV-1990, F. Sarrión (Hb. Sarrión 113 y 144); ibíd.: curso medio del río Cerceda: 30SUH76, 875 m: sobre *Quercus ilex* subsp. *ilex*, 29-I-1990, F. Sarrión (MACB 44635); id.: sobre *Quercus pyrenaica*, 29-I-1990, F. Sarrión (MACB 44637); id.: sobre *Quercus faginea* subsp. *broteroi*, 29-I-1990, F. Sarrión (MACB 44640); ibíd.: nacimiento del río Cerceda: 30SUH76, 1150 m, sobre *Quercus pyrenaica*: 30-IV-1990, F. Sarrión (MACB 44638 y 44639; Hb. Sarrión 113-1); id.: sobre *Quercus ilex* subsp. *rotundifolia*: 30-IV-1990, F. Sarrión (MACB 44641; Hb. Sarrión 172); id.: 29-I-1990, F. Sarrión (Hb. Sarrión 202); ibíd.: curso alto del río Cerceda, 30SUH95, 1150 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 4-I-1990, F. Sarrión (MA-Lich 3650). **Córdoba:** Cardeña, Azuel, Parque Natural de Cardeña y Montoro, Valle de los Pedroches, carretera a la Conquista,

dehesas de *Quercus rotundifolia*, 30SUH768473, 650 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 7-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 321). Conquista, Valle de los Pedroches, carretera a Azuel, A-3200, dehesas de *Quercus rotundifolia*, 30SUH706507, 600 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 7-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 322). **Guadalajara**: El Cardoso de la Sierra, 30T46032454938, 1275 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 23-XI-2008, E. Araujo & L. Álvarez (Hb. Araujo 89 y 90). Majaelrayo-Cantalojas, Sierra del Robledal, 30TVL7456, 1460 m, sobre *Quercus pyrenaica*, orientación Oeste, 15-VII-1989, R. Arroyo (Hb. Ortega 109). **Huelva**: Aracena, Parque Natural de Aracena y Pichos de Aroche, carretera a Campofrío, A-479 km 7, 29SQB 139903, 550 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 323). Galaroza, Sierra Navahermosa, La Suerte, 29SQC0400, 680 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4630-A y 4639). Los Marines, Sierra de San Ginés, 29SQB0897, 760 m, sobre *Quercus suber*, 16-X-1992, S. Fos (VAL-Lich 4653). **Jaén**: Despeñaperros, 30S4546 42472, 576 m, sobre *Quercus ilex*, 23-VI-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 275). Montizón, Venta de los Santos, cerca del embalse del río Dañador, 38°24'N 3°2'W, 700 m, sobre tronco y ramas de *Quercus faginea*, 24-VII-2011, B. Zamora & J.C. Zamora (Hb. Araujo 257, 258, 259, 260 y 261). **La Coruña**: Xora, Coirós, 29TNH68, 300 m, *Pinus pinaster*, 22-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5083). **Lérida**: Solana, Parroquia de Ortó, Adrall, 31TCG68, 1100 m, suelo pizarroso, carrascal seco, 13-II-1982, P. Montserrat & F. Fillat (JACA s. n.). **Lugo**: Ancares: 29TPH74, 1500 m., 20-VI-1996, G. Paz Bermúdez & M.E. López de Silanes (SANT-Lich 8874); id.: Sierra de Los Ancares, 29TPH73, 800 m, sobre *Quercus robur*, 28-VII-2008, R. Arroyo & J.J. Pérez (Hb. Araujo 7 y 8). Campo da Cruz, Muras, 29TPJ01, 600 m, *Quercus robur*, 21-XI-1988, A. García (SANT-Lich 6478). Guitiriz: Embalse de San Juan, 29TNH88, 635 m, sobre *Pinus radiata*, 20-XI-1994, F. Chico, E. Manrique & E. Serriñá (Hb. Ortega 163); id.: Parga, 29TNH98, 450, sobre *Pinus pinaster*, 24-XI-1988, A. García (SANT-Lich 5015). Monforte de Lemos, 29TPH20, 340 m, sobre *Castanea sativa*, 11-IX-1986 (SANT-Lich 6367). **Madrid**: Aravaca, 30TVK37, 20-IV-1984, A. Fernández (MAF-Lich. 1574). Canencia: 30T43594452413, 1450, sobre *Quercus pyrenaica*, 24-X-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 61 y 62); id.: Puerto de la Morcuera, 30TVL31, 1625 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 20-V-1992, S. Ortega (Hb. Ortega 276, 284 y 285). Montejo de la Sierra, Hayedo de Montejo, 30T45840 455134, 1250, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-VI-2012, E. Serriñá (Hb. Araujo 299). Manzanares El Real, La Pedriza, Ruta del Cancho de los Muertos, 30T42433 451209, 1150 m: sobre *Pinus*, 21-II-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 111); id.: sobre *Cistus ladanifer*, 21-II-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 294). San Lorenzo de El Escorial, Silla de Felipe II, 30T40241 449137, 1055 m, sobre *Quercus pyrenaica*: 16-II-2009, P. Marín & A. Ventre (Hb. Araujo 134); id.: 11-III-1973, A. Fernández (MAF-Lich. 2487). Torrelaguna, Valgallegos, 30T451045207, 750 m: sobre *Quercus faginea*, 22-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 96, 98, 105 y 106); id.: sobre *Quercus ilex* subsp. *ballota*, 22-I-2009, R. Arroyo, E. Serriñá & E. Araujo (Hb. Araujo 100). **Málaga**: Parauta, Parque Natural Sierra de las Nieves, pinsapar de las Escaleras, 30SUF183598, 1150 m, sobre *Abies pinsapo* y *Pinus halepensis*, 10-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 315, 316 y 317). Ronda, Parque Natural Sierra de las Nieves, subida desde el área recreativa de los Quejigales a la cañada del Cuervo, 30SUF172625, 1350 m, sobre *Pinus pinaster*, *Abies pinsapo* y *Crataegus monogyna*, 10-XII-2011, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 318). **Murcia**: Rambla de Roy, Sierra de Carrascoy, 30SXG51, 900 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 10-II-1979, X. Llimona (MUB s. n.). **Navarra**: Iraizoz, 30TXN06, 540 m, sobre *Crataegus monogyna*, 14-VII-1980, B. Aguirre (MAF-Lich. 1578). Irati, 30T XN46, 950 m, J. Etayo (Hb. Etayo 39). Leizalarrea, 30TWN87, 600 m, sobre *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 27). Mendaur, 30TXN07, 750 m, sobre *Quercus robur*, J. Etayo (Hb. Etayo 29). **Orense**: A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m: sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 48); id.: sobre *Crataegus monogyna*, 6-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 51). Alvite, Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, pista hacia Salgueiro: 29T58351463938, 1125 m, sobre *Erica arborea*, 11-VII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 188); id.: refugio, 29T58304463959, 1035 m: sobre *Ulex* sp., 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 186); id.: sobre *Pinus sylvestris*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 181 y 183); id.: sobre *Betula* sp., 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 184). Caldos (Santa María), Parque Natural Baixa Limia-Serra do Xurés, carretera hacia Reparde, 29T58273464404, 700 m: sobre *Quercus robur*, 11-VIII-2009, E.

Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 189); id.: sobre *Castanea sativa*, 11-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 191, 192, 193, 194 y 195). **Entrimo**: A Terrachán, O Real, 29T57322464250, 500, sobre *Pinus pinaster*, 21-VIII-2008, E. Araujo (Hb. Araujo 13); id.: Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xurés: Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m, sobre *Pinus pinaster*, 7-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 162); id.: Mirador de San Rosendo do Pedreirinho, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, E. Araujo (Hb. Araujo 327, 336 y 339). **Maside**, 29T58060469609, 375 m, sobre *Quercus robur*, 25-IX-2008, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 56 y 58). **Queguas**, ruta al Dolmen, 29T57331464760, 1050 m: sobre la parte superior de un muro de granito cubierto de musgo, expuesto, 12-VIII-2008, E. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 27); id.: sobre *Quercus robur*, 15-VIII-2009, E. Araujo, L. Araujo & M.C. Caviro (Hb. Araujo 202). **Salamanca**: **Las Batuecas**, 29TQE48, 650 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 8-II-1981, B. Marcos (SALA-L 1975, 1987 y 2044). **Béjar**: 30T26303 447344, 1175 m, sobre *Castanea sativa*, 27-XI-2004, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 230, 231, 232, 233 y 234); id.: 30TTK67, 1100 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1965, 2018 y 2049); id.: sobre *Pinus pinaster*, 30-V-1982, B. Marcos (SALA-L 2038). **Cereceda de la Sierra**, 29TQE49, 1000 m, sobre *Quercus faginea*, 16-XII-1979, B. Marcos (SALA-L 2022). **El Cabaco**, 29TQE49, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 19-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2040). **El Cerro**, 30TTK56, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1970 y 2043). **El Maillo**, 29TQE39, 1050 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1980). **Linares-Monleón**, 30TTK59, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 16-IV-1981, B. Marcos (SALA-L 1979). **Martiago**, 29TQE18, 800 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 1-V-1981, B. Marcos (SALA-L 1978). **Miranda del Castañar**, 30TTK48, 600 m, sobre *Castanea sativa*, 27-VII-1980, B. Marcos (SALA-L 2023). **Mogarraz**, 29TQE58, 750 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 31-I-1981, B. Marcos (SALA-L 1981). **Nava de Francia**, 29TQE49, 1135 m: sobre *Quercus pyrenaica*, 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 1984, 2024); 1300 m: sobre *Pinus sylvestris*, 27-IX-1981, B. Marcos (SALA-L 1982); sobre *Quercus pyrenaica*: 27-IX-1981, B. Marcos (SALA-L 2025); id.: 29-VI-1980, B. Marcos (SALA-L 2027 y 2042). **Navasfrías**, Puerto de Carrigahonda, 29TPE86, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 27-III-1981, B. Marcos (SALA-L 2019). **Serradilla del Arroyo**, 29TQE28, 900 m, sobre *Pinus pinaster*, 8-III-1981, B. Marcos (SALA-L 1974, 1977 y 2010). **Villasrubias**, 29TQE06, 850 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 17-III-1981: B. Marcos (SALA-L 1969); id.: M. Ladero, F. Navarro & B. Marcos (SALA-L 2005). **Segovia**: **Valsaín**, Pinar de Valsaín, orilla del río Eresma, 30T41338 452418, 1300 m, sobre *Salix* sp., 20-III-2009, R. Arroyo (Hb. Araujo 144). **Toledo**: **Los Navalucillos**, Montes de Toledo, Las Becerras, Arroyo del Chorro, 30SUJ5779: 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia*, 26-III-1995, G. Aragón & I. Martínez (MA-Lich 7261); id.: 30SUJ5979, 1000 m, sobre *Quercus rotundifolia* (ramas), encinar, 2-IV-1995, G. Aragón, A. Herrero & I. Martínez (MA-Lich 7186 y 7262). **San Pablo de los Montes**, 30SUJ87, 850 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 7-I-1990, I. Martínez & A.R. Burgaz (MACB 40691). **Valencia**: **Ayora**, La Hunde, Pocico Vidal, 30S65310 432741, 1060 m: sobre *Pinus pinaster*, 3-X-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 285); id.: sobre *Quercus ilex*, 3-X-2011, E. Araujo & M. Cervera (Hb. Araujo 288). **Zamora**: **Muelas de los Caballeros**, 29T72070 466795, 950 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 14-V-2005, C. Gómez Ferreras (Hb. Araujo 72). **Puebla de Sanabria**: antigua N-II, 29T6944659, 900 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 5-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 158); id.: Laguna de los Peces, 29T68766 467160, 1700 m, sobre *Quercus pyrenaica*, 21-IV-2012, E. Araujo, J. Araujo & T. Movilla (Hb. Araujo 295). **La Tabla**, encinares de *Genisto hystericis-Quercetum rotundifoliae*, 30TTM73, 700 m, 6-X-1997, G. Aragón, A.R. Burgaz & A. Terrón (Hb. Ortega 297 y 298).

PORTUGAL. Alto Alentejo: **Bencatel**, Sierra de Ossa, 29SPC2983, 280 m, sobre *Quercus suber*, en pizarras, 10-XII-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 343). **Beira Litoral**: **Batalha**, EcoParque Sensorial da Pia do Urso, 29S 52439 438322, 430 m, sobre *Quercus faginea*, 26-IX-2009, E. Araujo, R. Arroyo & E. Serriñá (Hb. Araujo 212). **Minho**: **Peneda**, Serra da Peneda, carretera hacia Castro Laboreiro, 29T57021465180, 900 m, sobre *Quercus robur*, 10-IV-2009, E. Araujo (Hb. Araujo 165 y 166). **Trás os Montes e Alto Douro**: **Rebordãos**, Sierra de Nogueira, 29TPG786267, 1050 m, sobre *Betula alba*, 6-IX-2006, A.R. Burgaz (Hb. Araujo 345).

32. *Usnea* sp. 1

ESPAÑA. Orense: A Escusalla, Aceredo, 29T57131463754, 430 m, sobre *Quercus robur*, 6-VIII-2008, *E. Araujo* (Hb. Araujo 47). Entrimo: Río Pacín, 29T57470464240, 470 m, sobre *Acacia dealbata*, 4-VIII-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 174); id.: Parque Natural da Baixa Limia-Serra do Xurés: Ruta ecuestre, Río Agro, 29T57162464286, 430 m, sobre *Quercus robur*, 7-IV-2009, *E. Araujo* (Hb. Araujo 161); id.: mirador de San Rosendo do Pedreirinho, 29T57400 464385, 740 m, sobre *Pinus pinaster*, 2-XI-2013, *E. Araujo* (Hb. Araujo 328, 329, 337 y 338).

PORTUGAL. Minho: Várzea Travessa, Parque Natural Peneda-Gerês, 29T56926 465460, 957 m, sobre *Betula pendula*, 9-IX-2014, *E. Araujo* & *E. Díaz Peña* (Hb. Araujo 34).

Provincias, de Andorra, España y Portugal, y sus abreviaturas



ANDORRA	And.	Córdoba	Co	Orense	Or	Ibiza	Ib
Andorra	And	Cuenca	Cu	Palencia	P	Mallorca	MII
		Gerona	Ge	Pontevedra	Po	Menorca	Mn
ESPAÑA	Esp.	Granada	Gr	La Rioja	Lo	PORTUGAL	Port.
Álava	Vi	Guadalajara	Gu	Salamanca	Sa	Algarve	Ag
Albacete	Ab	Guipúzcoa	SS	Segovia	Sg	Alto Alentejo	AAI
Alicante	A	Huelva	H	Sevilla	Se	Baixo Alen.	BAI
Almería	Al	Huesca	Hu	Soria	So	Beira Alta	BA
Asturias	O	Jaén	J	Tarragona	T	Beira Baixa	BB
Ávila	Áv	La Coruña	C	Teruel	Te	Beira Litoral	BL
Badajoz	Ba	León	Le	Toledo	To	Douro Litoral	DL
Burgos	Bu	Lérida	L	Valencia	V	Estremadura	E
Cáceres	Cc	Lugo	Lu	Vizcaya	Bi	Minho	Mi
Cádiz	Ca	Madrid	M	Zamora	Za	Ribatejo	R
Cantabria	S	Málaga	Ma	Zaragoza	Z	Trás-os-Montes	
Castellón	Cs	Murcia	Mu	Islas Baleares	PM	e Alto Douro	TM
Ciudad Real	Cr	Navarra	Na	Formentera	Fo		

Iconografía

Iconografía

Las láminas expuestas a continuación son todas originales. Las fotografías se han realizado sobre ejemplares ibéricos. Para cada figura se muestra su escala; la información sobre la lámina se muestra en las páginas pares y las láminas se muestran en las páginas impares.

LÁMINA 1. *Usnea articulata*. **A**, aspecto general del talo; **B**, ramas con fibrillas dispuestas irregularmente; **C**, sección longitudinal de una rama, dejando ver una médula aracnoide y un eje muy fino; **D**, artejos hinchados separados por fisuras anulares a modo de constricciones; **E**, isidiomorfos desarrollándose sobre pseudocifelas.

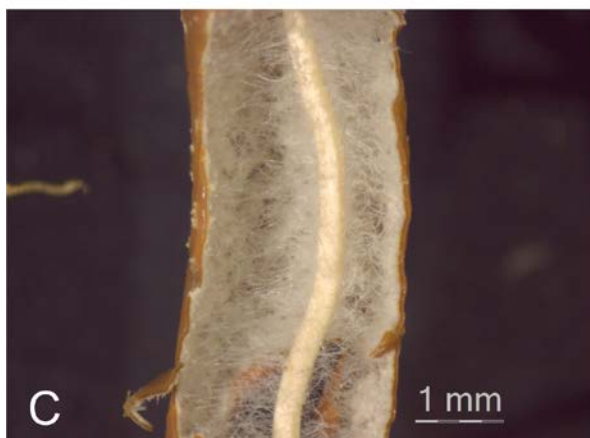


LÁMINA 2. *Usnea barbata*. **A**, aspecto general del talo; **B**, base oscurecida y disco de fijación amplio; **C**, detalle de los soralios; **D**, detalle de una rama, con numerosos tubérculos; **E**, detalle de una rama en sección longitudinal, se aprecia su sección irregular; **F**, detalle de soralios con isidiomorfos.

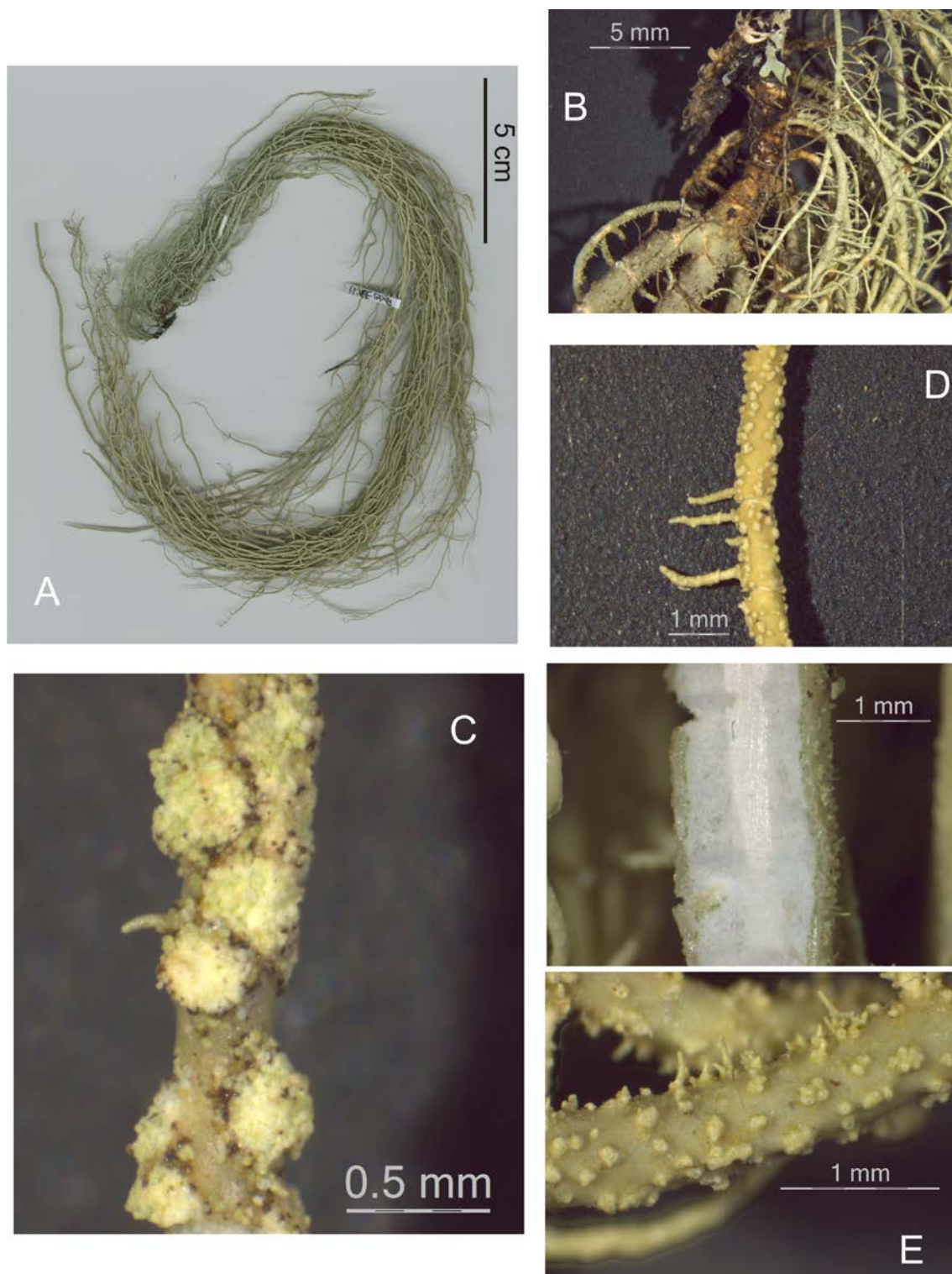


LÁMINA 3. *Usnea cavernosa*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama; **C**, detalle de las ramas; **D**, detalle de una rama, con numerosas depresiones, foveolas, fisuras y surcos.

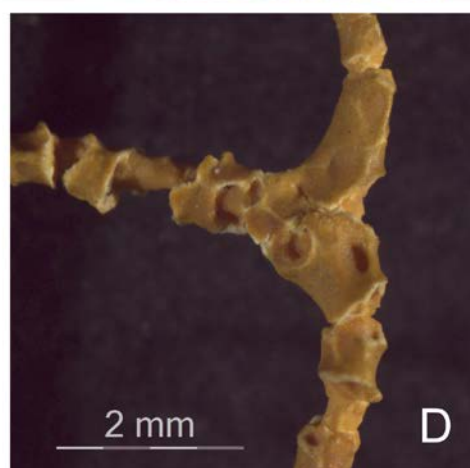
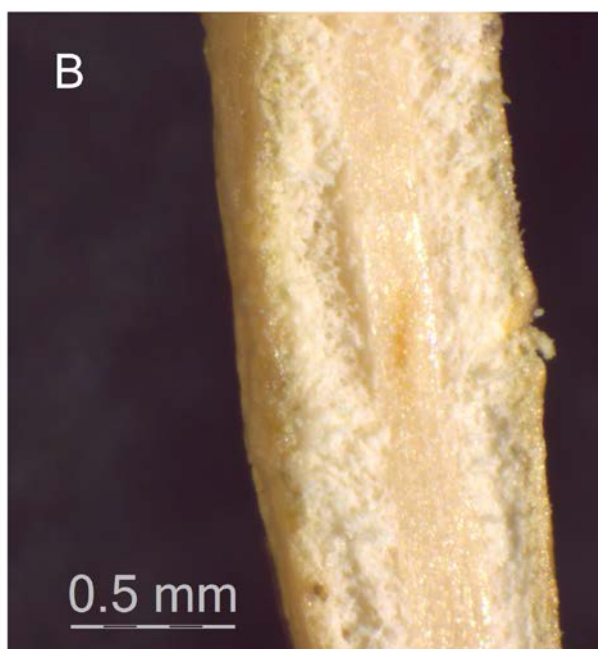


LÁMINA 4. *Usnea ceratina*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la base; **C**, sección longitudinal de una rama, dejando ver la médula con una pigmentación rosada periaxial; **D**, detalle de los soralios con isidiomorfos; **E**, detalle de una rama con tubérculos.

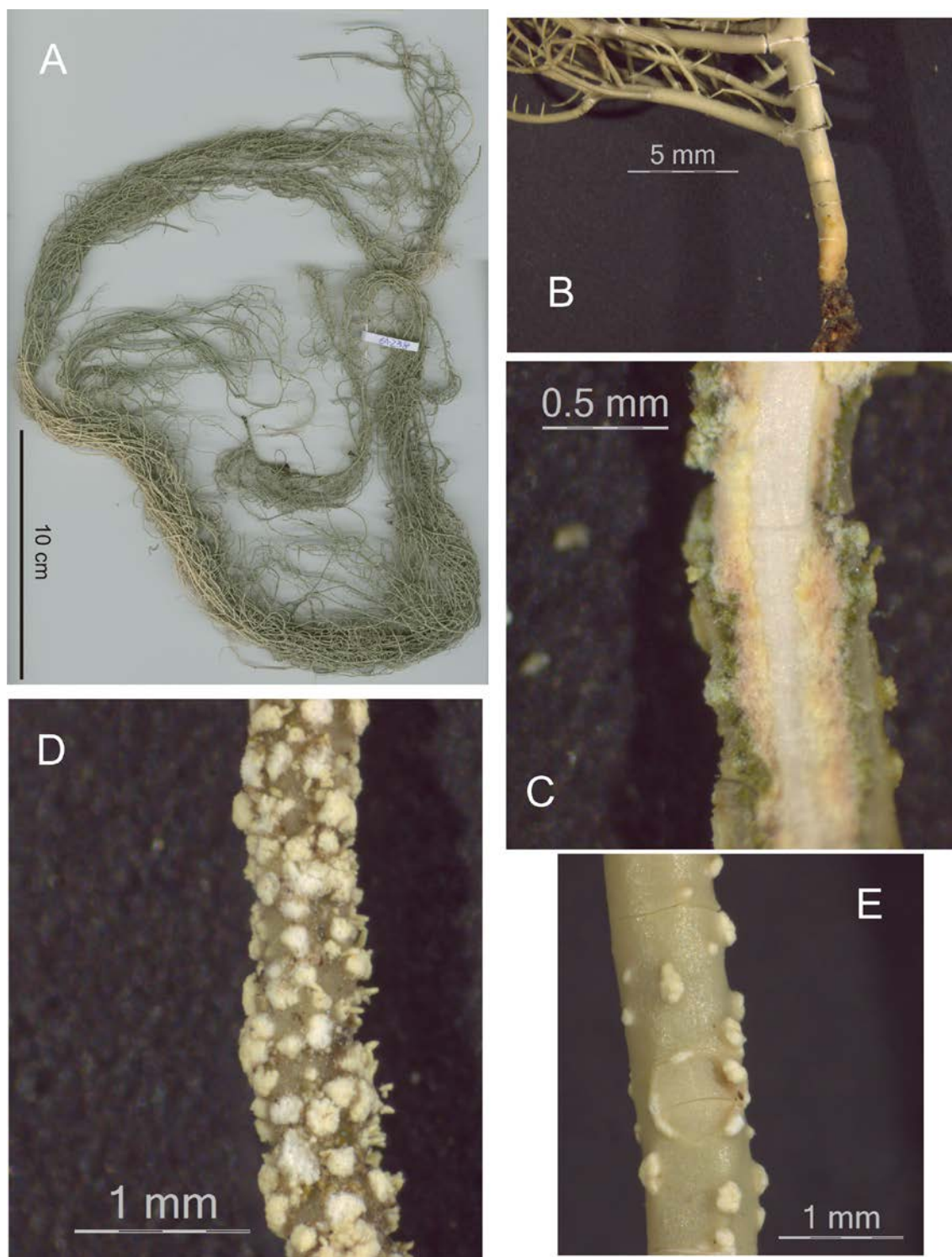


LÁMINA 5. *Usnea cornuta*. **A** y **B**, aspecto general del talo; **C**, detalle de los ápices; **D**, detalle de las ramas constreñidas en el punto de inserción; **E**, detalle de la base; **F**, sección longitudinal de una rama, inflada, con una médula laxa y un eje con una pigmentación rosada; **G**, detalle de soralios con isidiomorfos.

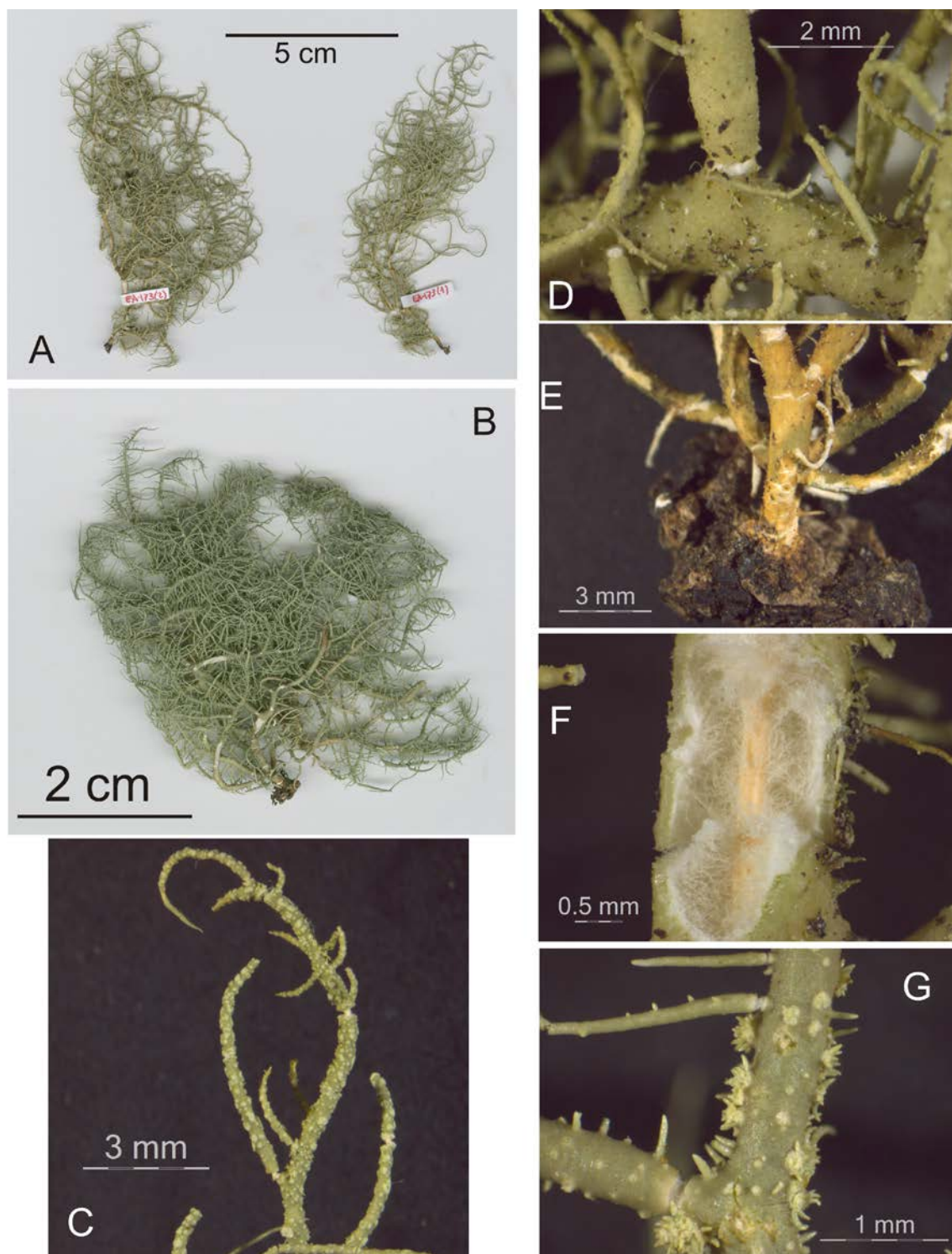


LÁMINA 6. *Usnea dasaea*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama; **C**, detalle de una rama con fibrillas; **D**, detalle de la parte basal; **E**, ramas cubiertas con numerosos isidiomorfos.

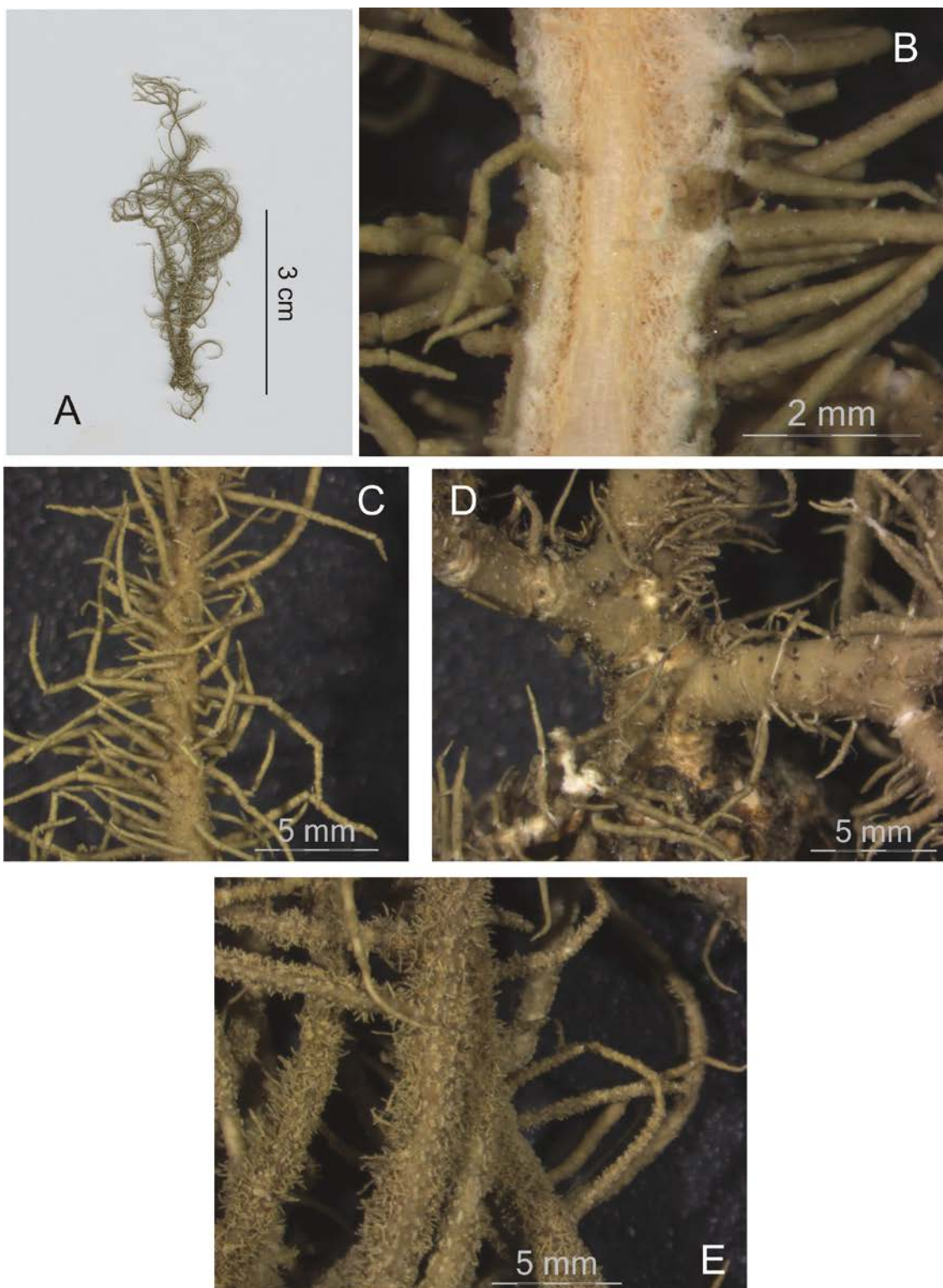


LÁMINA 7. *Usnea dasopoga*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de una rama con numerosas fibrillas dispuestas en patrón de espiga; **C**, detalle de la base; **D**, sección longitudinal de una rama; **E**, detalle de una rama con soracios e isidiomorfos.



LÁMINA 8. *Usnea diplotypus*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de una rama con papilas y soralias cubiertos de isidiomorfos; **C**, sección longitudinal de una rama; **D**, detalle de la base; **E**, detalle de los soralias e isidiomorfos.

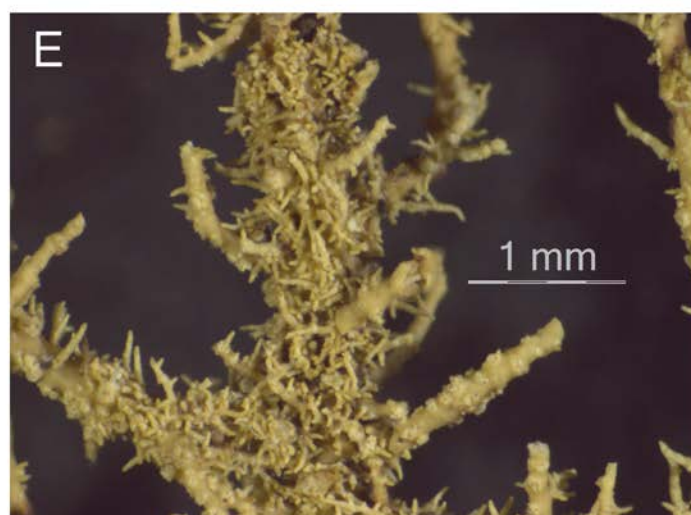
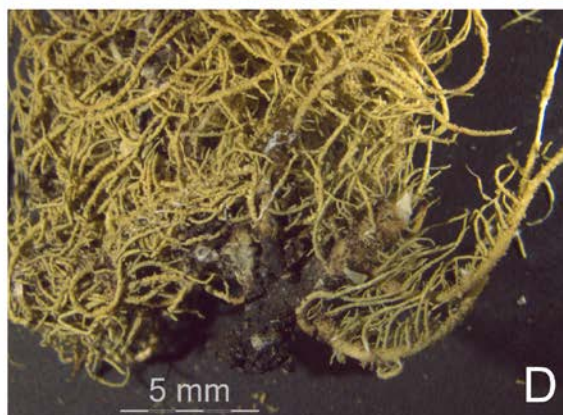
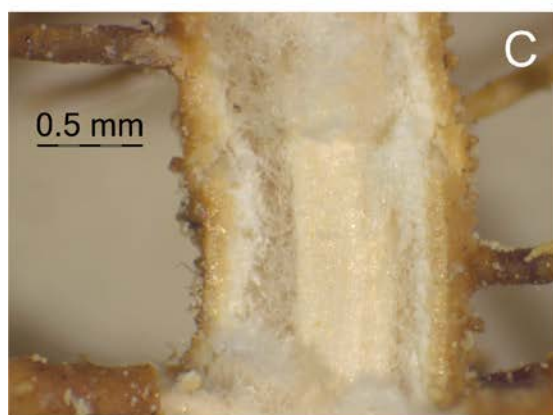
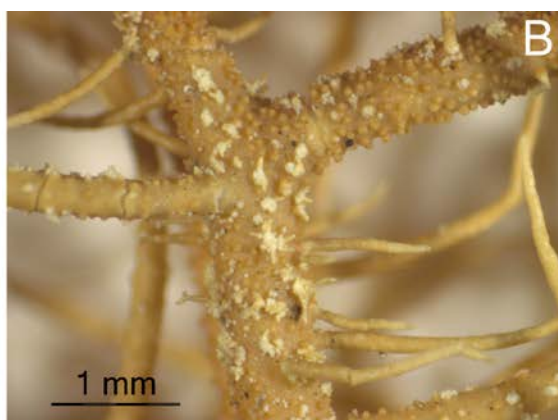


LÁMINA 9. *Usnea erinacea*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle sección longitudinal de una rama, se aprecia la pigmentación roja del córtex; **C**, detalle de una rama con fibrillas y papilas; **D**, detalle de un apotecio.

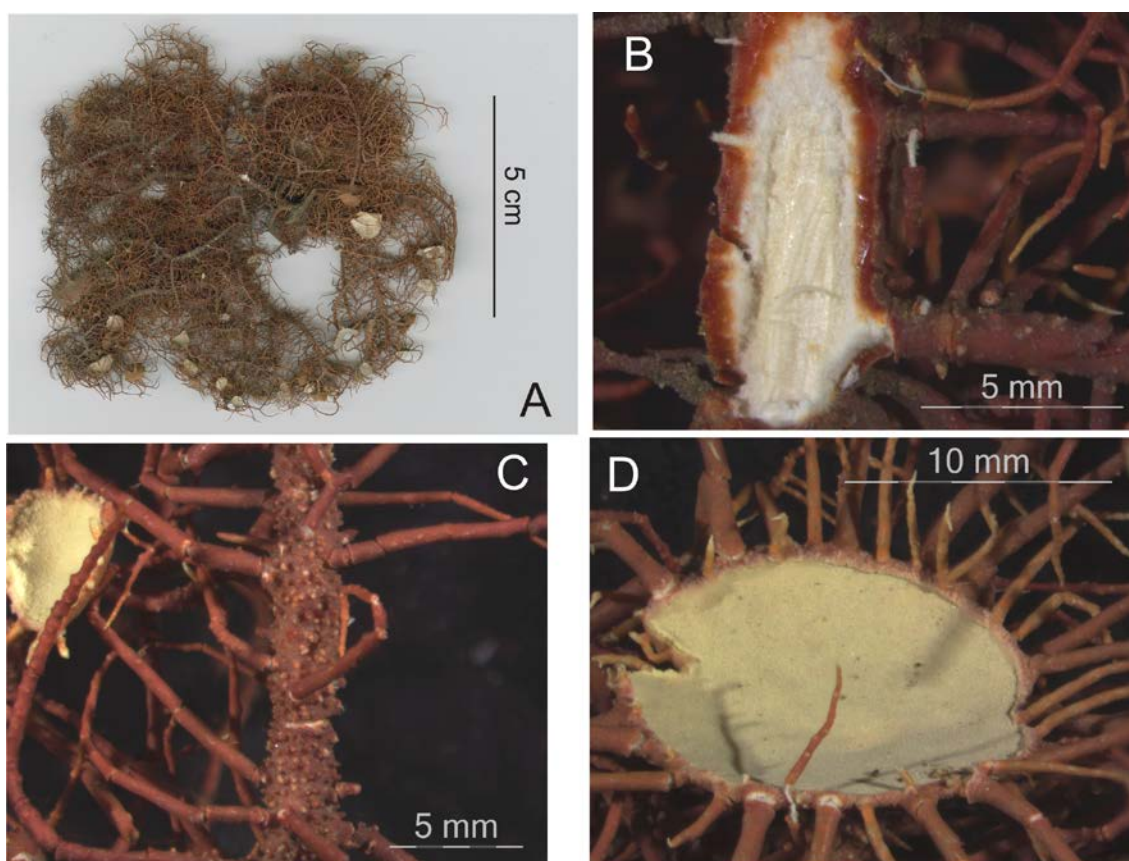


LÁMINA 10. *Usnea esperantiana*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de los soralios; **C**, detalle de los ápices recurvados, cubiertos de soralios; **D**, detalle de la base; **E**, sección longitudinal de una rama, dejando ver una médula laxa y un eje con una pigmentación rosada.

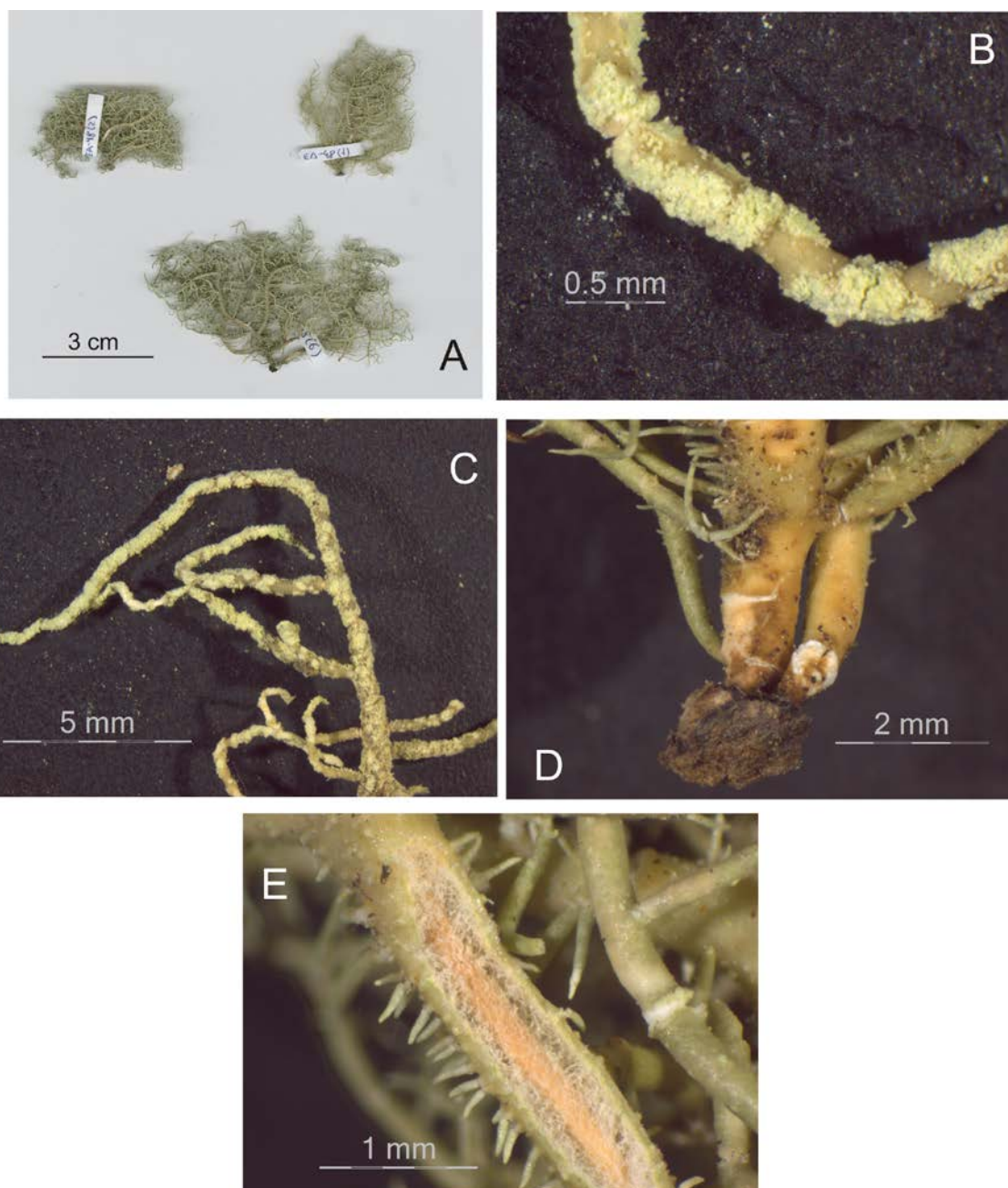


LÁMINA 11. *Usnea flammea*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de los soralios con isidiomorfos; **C**, sección longitudinal de una rama; **D**, ramas laterales no constreñidas en el punto de inserción, surcos anulares con la médula evertida; **E**, detalle de la parte basal.

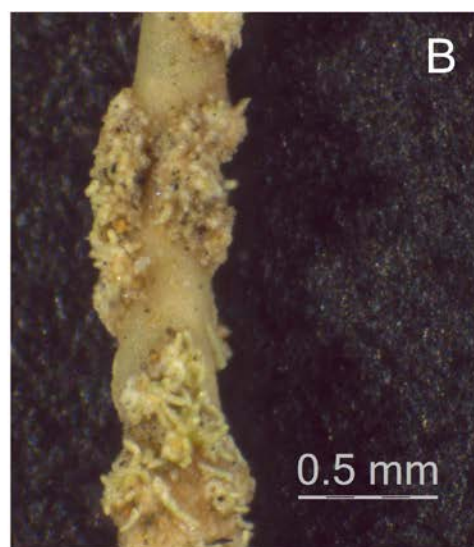


LÁMINA 12. *Usnea flavocardia*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de las ramas secundarias constreñidas en el punto de inserción; **C**, detalle de la parte basal; **D**, sección longitudinal de una rama, mostrando la característica pigmentación amarilla periaxial de la médula; **E**, detalle de los soralios; **F**, detalle de los ápices cubiertos por soralios.

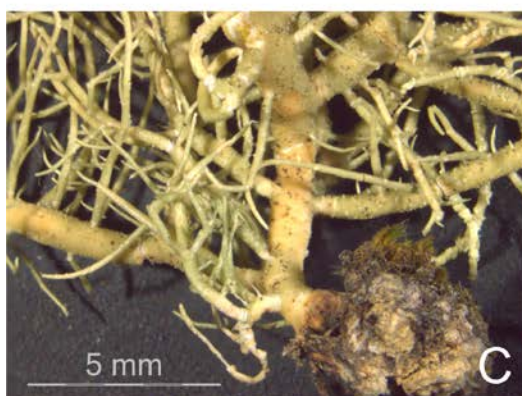
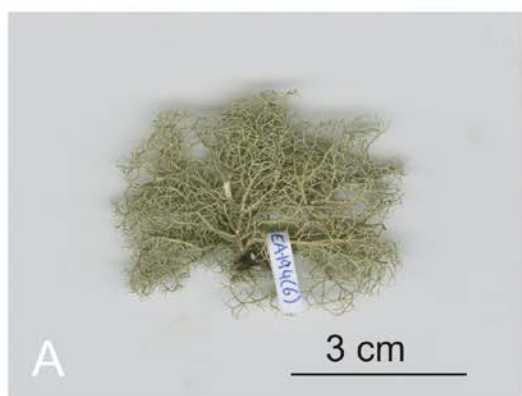


LÁMINA 13. *Usnea florida*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, sección longitudinal de una rama; **D**, detalle de una rama, con numerosas papilas; **E** y **F**, detalle de los apotecios.

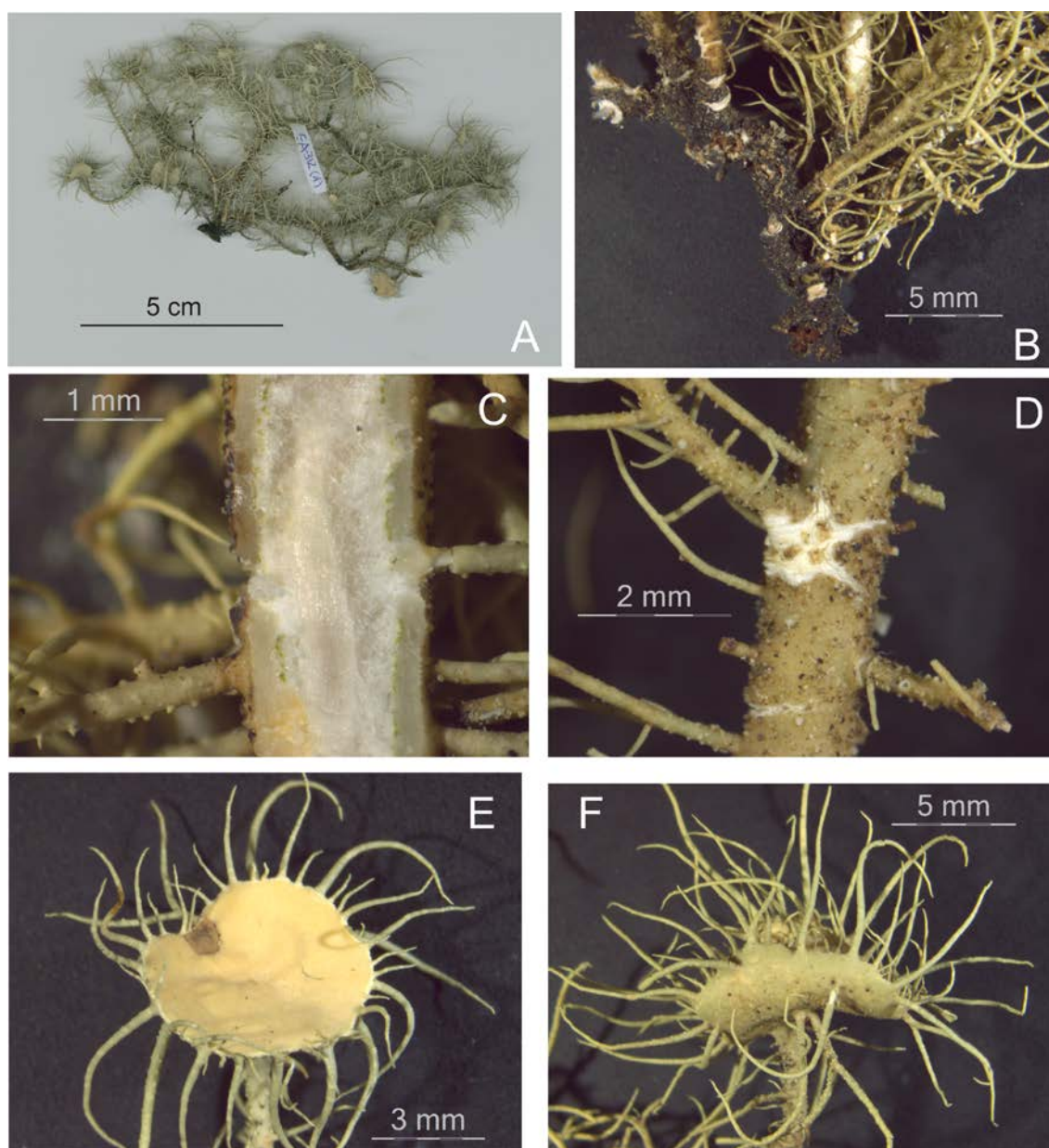


LÁMINA 14. *Usnea fulvoreagens*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, detalle de los soralios profundamente excavados; **D**, detalle de los surcos anulares con la médula evertida; **E**, sección longitudinal de una rama.



G

LÁMINA 15. *Usnea glabrata*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, detalle de las ramas constreñidas en el punto de inserción; **D**, detalle de los soralios; **E**, sección longitudinal de una rama; **F**, detalle de los ápices.

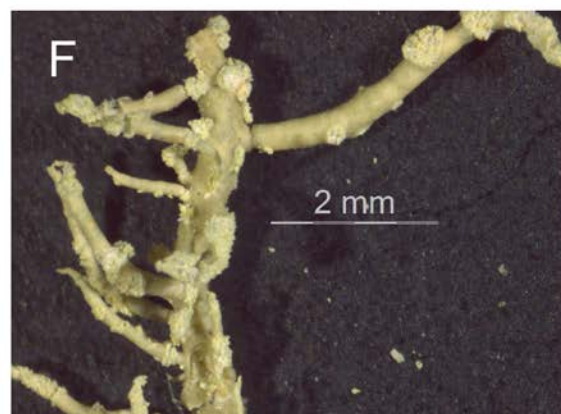
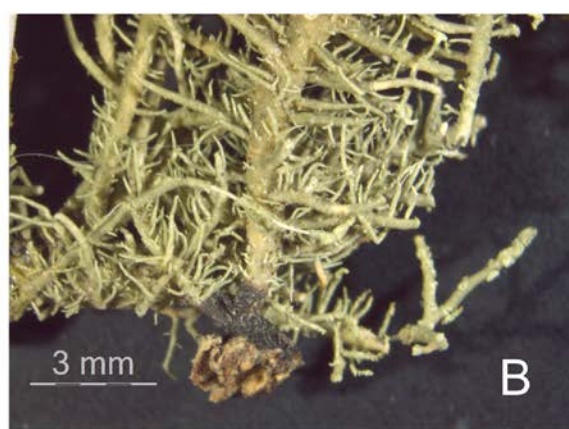
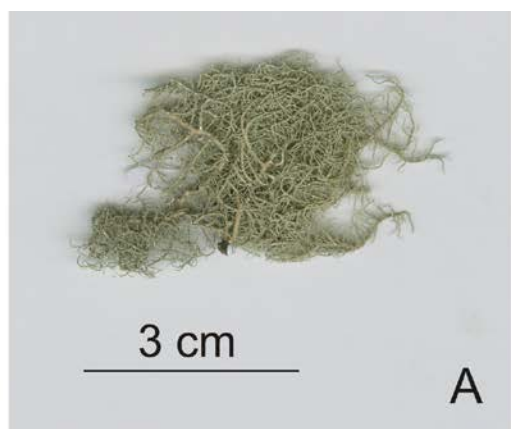


LÁMINA 16. *Usnea glabrescens*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de una rama, con numerosas papilas y surcos anulares con la médula evertida; **C**, detalle de la parte basal; **D**, detalle las ramas con soralios; **E**, sección longitudinal de una rama.

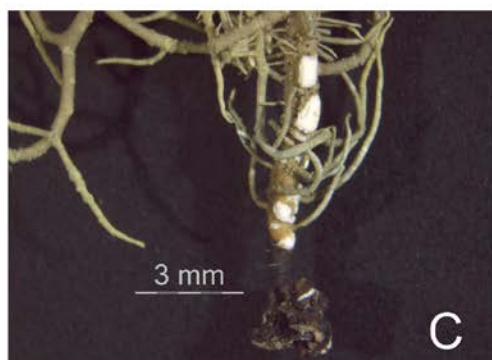
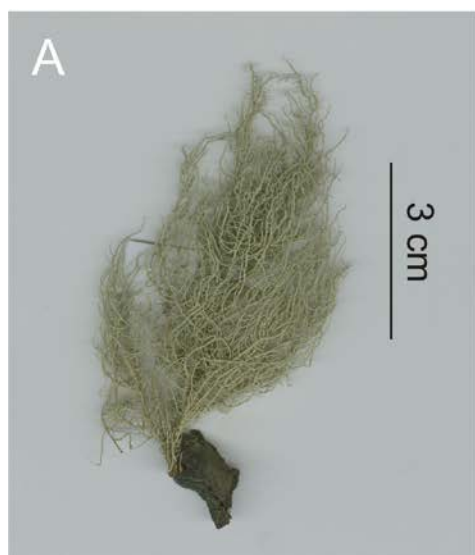


LÁMINA 17. *Usnea hirta*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de una rama, con numerosas fibrillas dispuestas en patrón de espiga; **C**, detalle de la parte basal; **D**, sección longitudinal de una rama; **E**, detalle de las ramas; **F**, detalle de los soralios cubiertos con numerosos isidiomorfos.

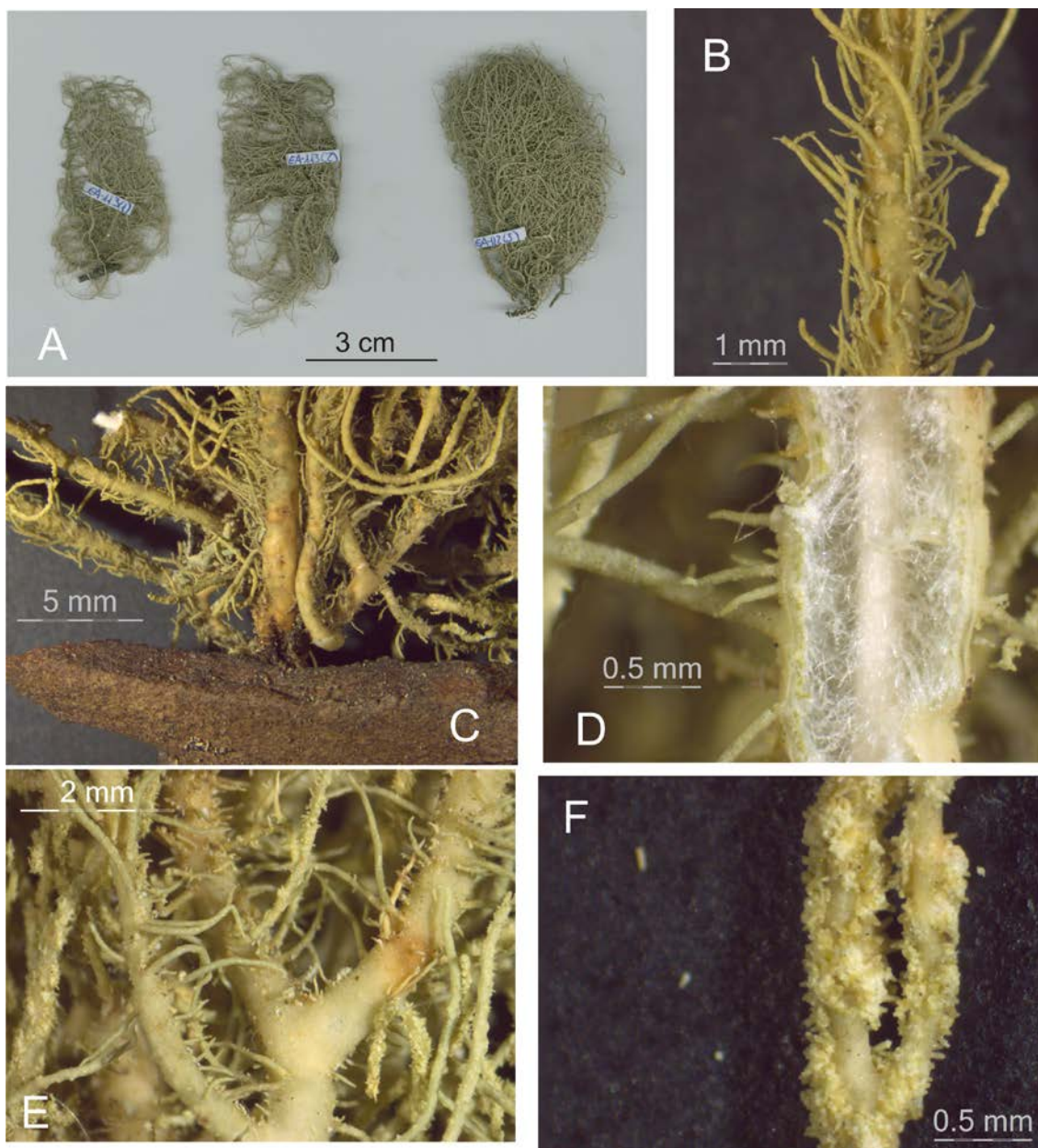


LÁMINA 18. *Usnea intermedia*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, detalle de las ramas, con apotecios en desarrollo; **D**, detalle de un apotecio; **E**, sección longitudinal de una rama.

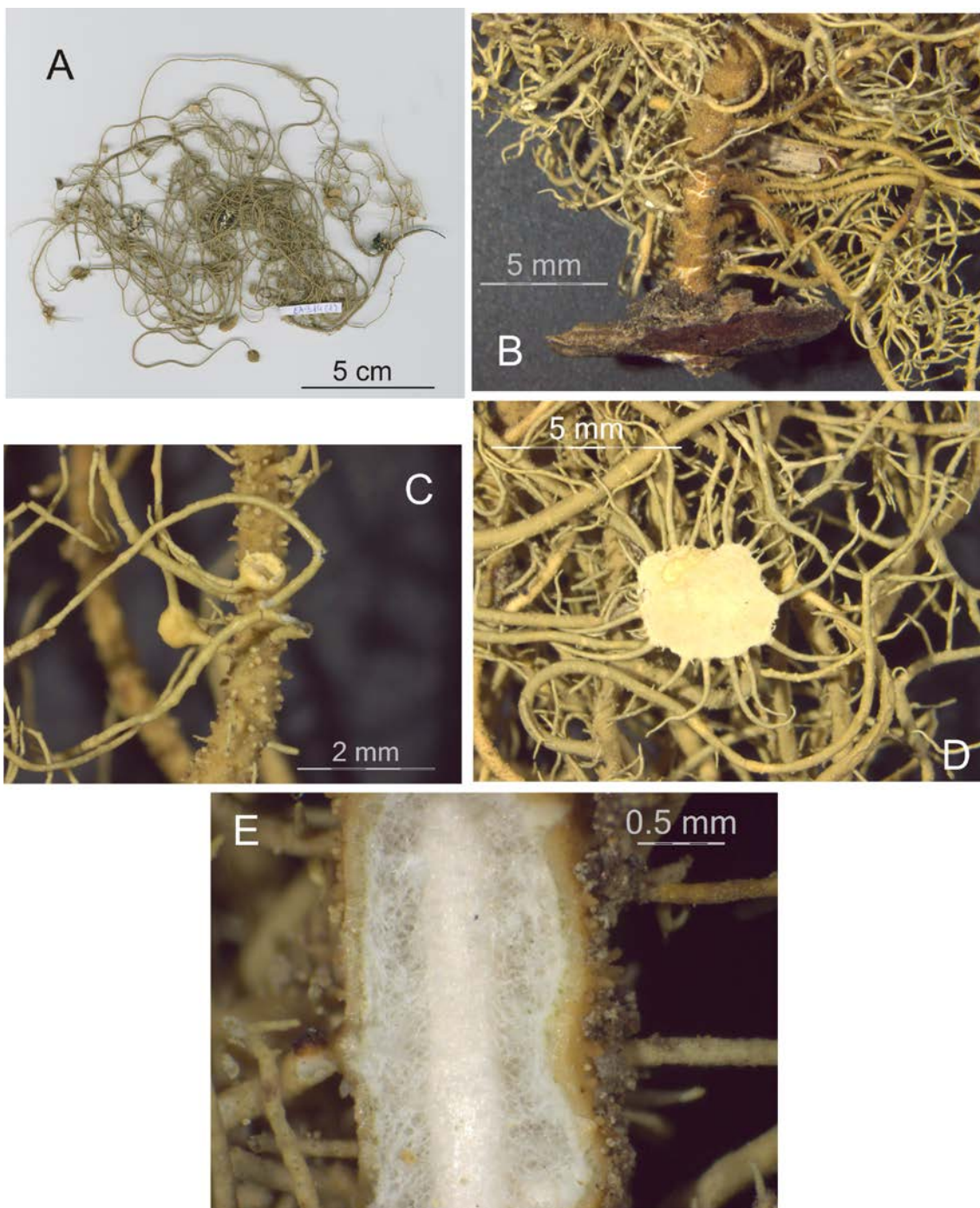


LÁMINA 19. *Usnea lapponica*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama; **C**, detalle de la parte basal; **D**, detalle de los soralios profundamente excavados que llegan a alcanzar el eje central.

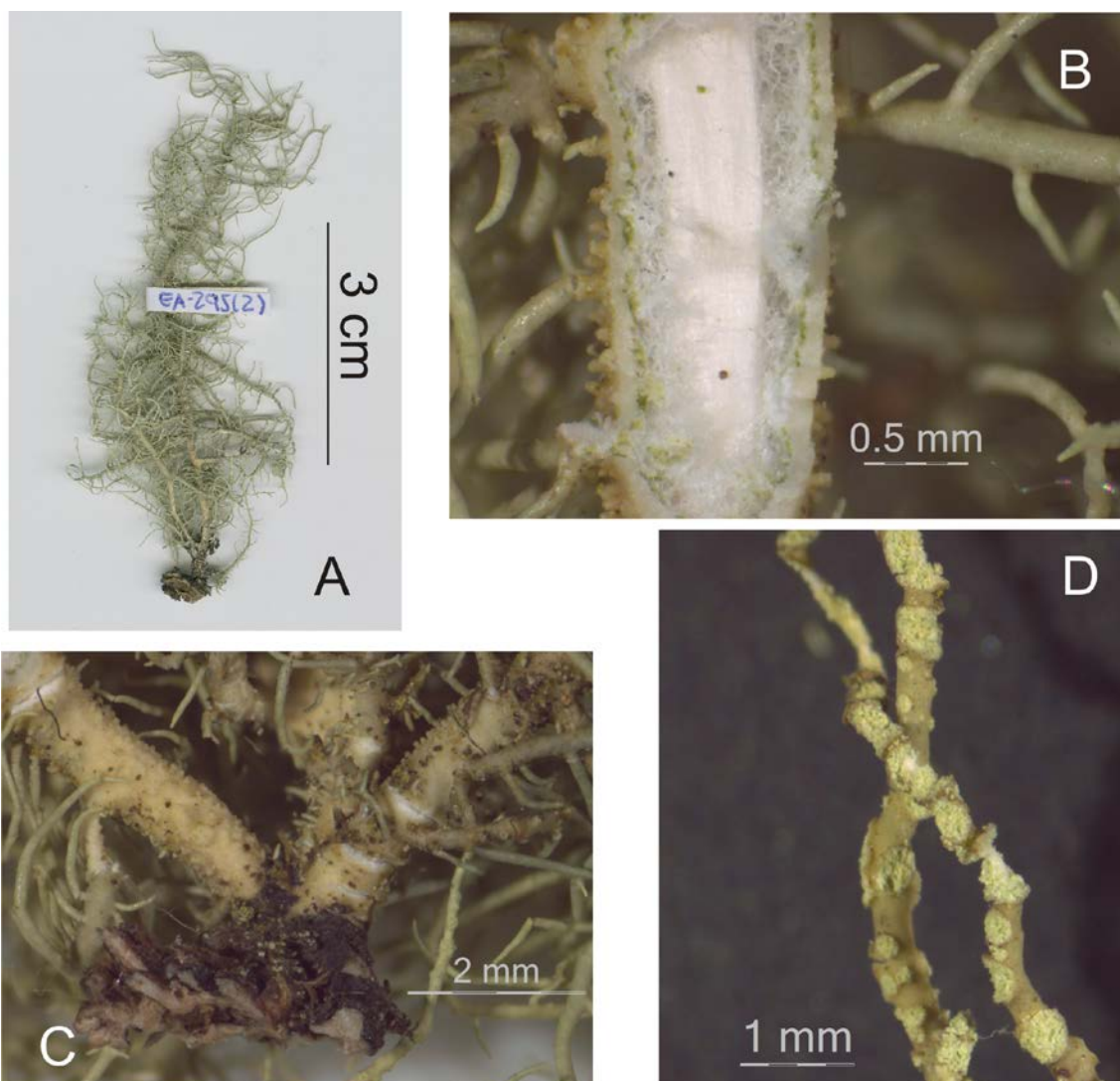


LÁMINA 20. *Usnea longissima*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama corticada; **C**, detalle de las anulaciones previas a la decorticación de las ramas; **D**, detalle de los soralios; **E**, detalle de la parte basal; **F**, detalle de una rama principal decorticada, con fibrillas largas corticadas.

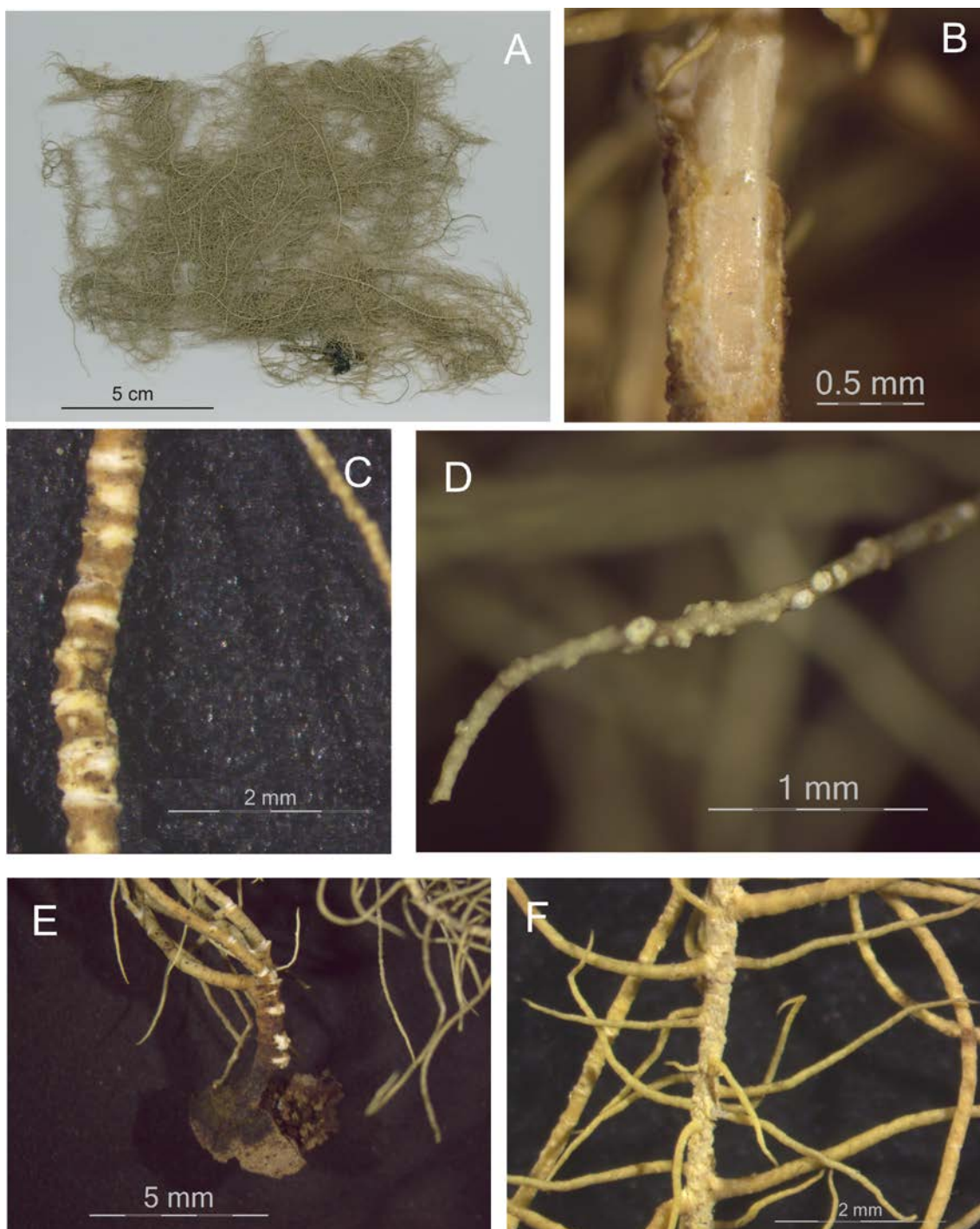


LÁMINA 21. *Usnea mutabilis*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de las ramas, ramas laterales no constreñidas en el punto de inserción, abundantes soralios cubiertos de isidiomorfos; **C**, detalle de la parte basal; **D**, sección longitudinal de una rama, dejando ver la característica médula de color rojo vino; **E**, aspecto de una rama con fibrillas dispuestas en patrón de espiga.

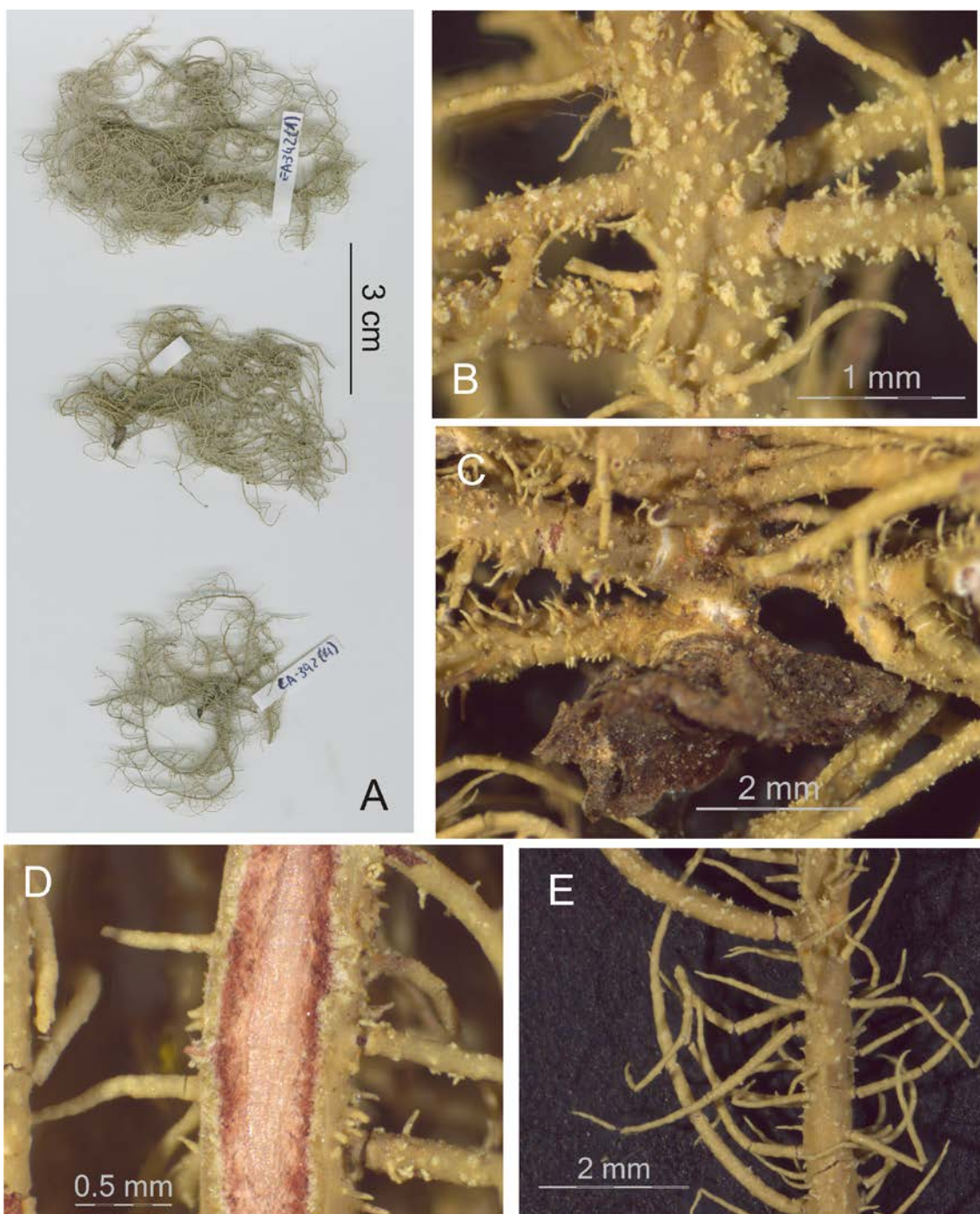


LÁMINA 22. *Usnea praetervisa*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama; **C**, detalle de una rama con soralios e isidimorfos; **D**, detalle de la parte basal; **E**, aspecto de las ramas, con soralios e isidiomorfos.

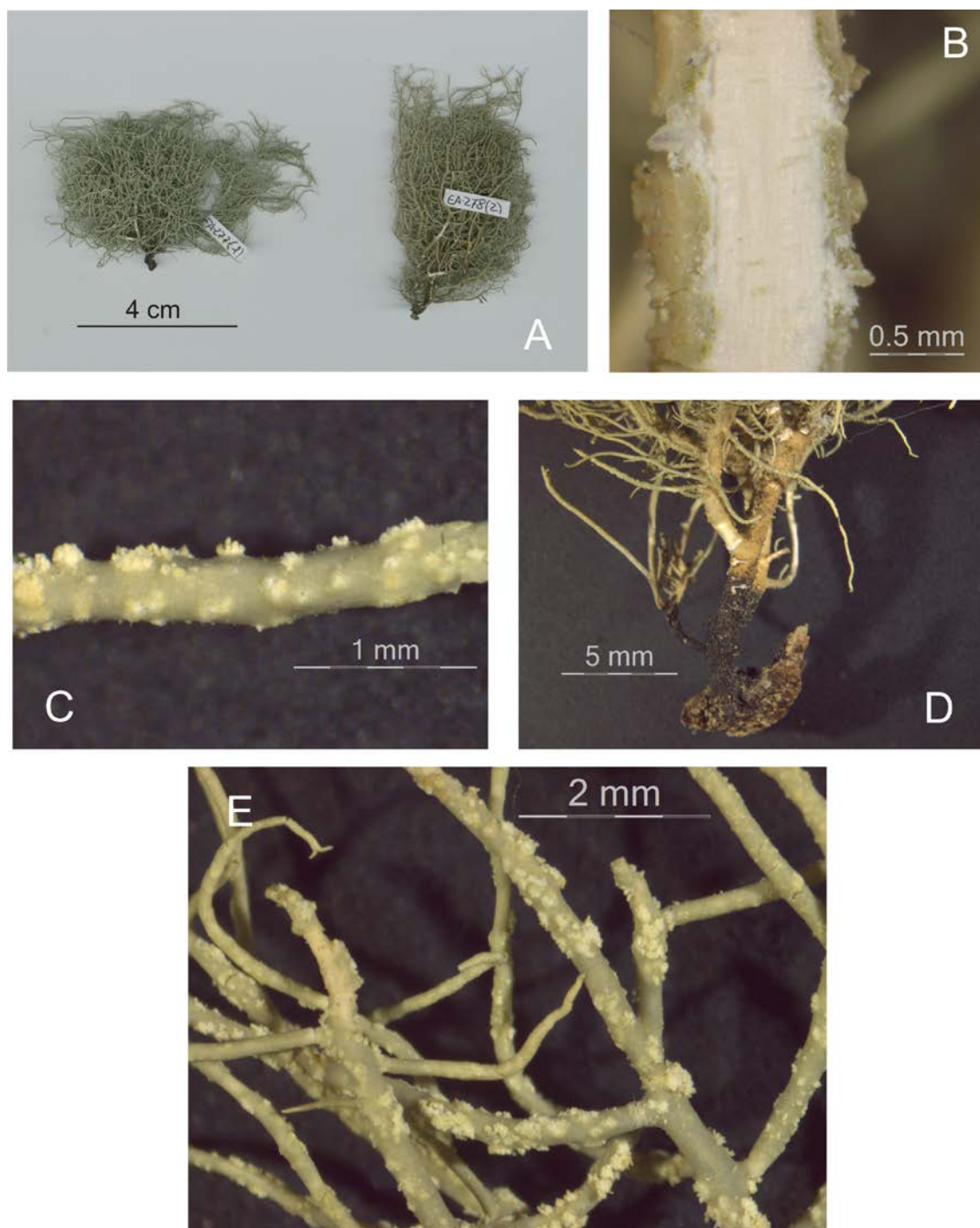


LÁMINA 23. *Usnea rubicunda*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama; **C**, detalle de los soralios con numerosos isidiomorfos; **D**, detalle de un apotecio; **E**, detalle de la parte basal; **F**, detalle del punto de inserción de las ramas laterales, no constreñidas; **G**, detalle de los ápices.

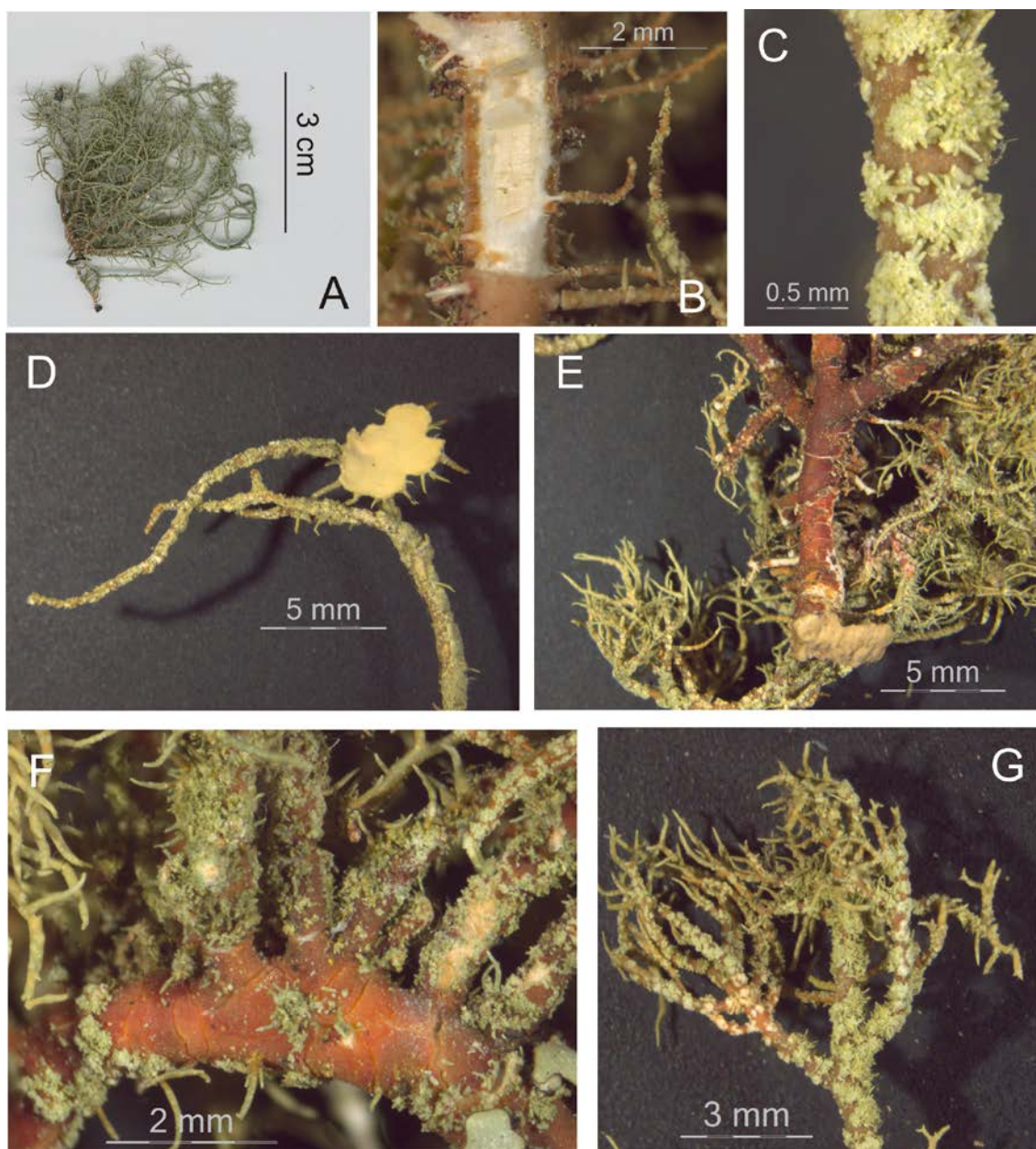


LÁMINA 24. *Usnea silesiaca*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal, base negra, con numerosas fisuras anulares que no dejan expuesta la médula; **C**, sección longitudinal de una rama, córtex grueso, médula muy estrecha y compacta; **D**, detalle de los soralios, transversalmente elípticos y bien delimitados.

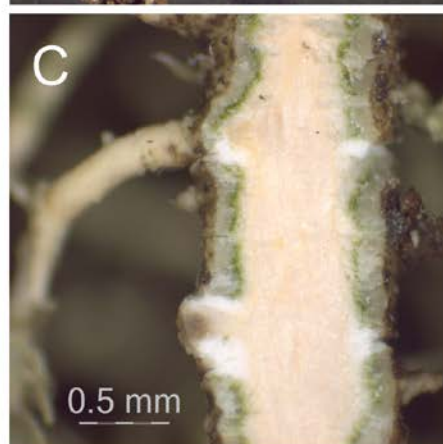
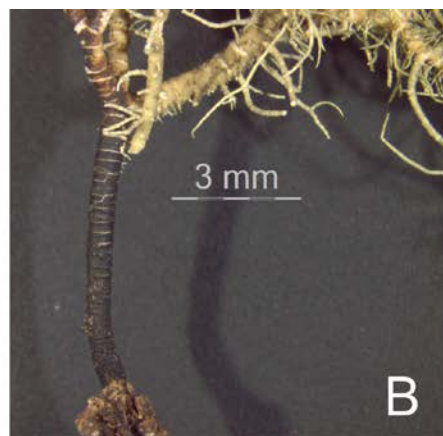


LÁMINA 25. *Usnea subcornuta*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama, mostrando la característica pigmentación anaranjada subcortical; **C**, detalle de una rama con soralios.

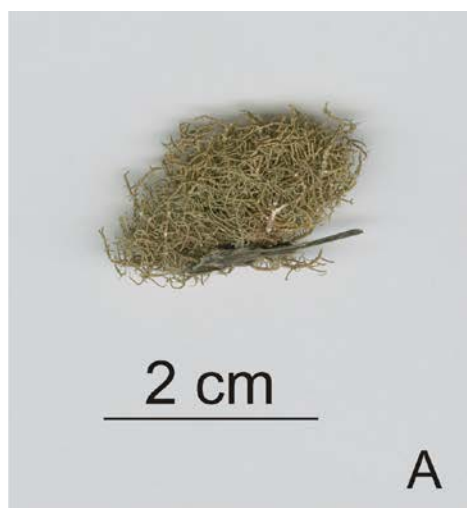


LÁMINA 26. *Usnea subfloridana*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de una rama con soralios cubiertos de isidiomorfos; **C**, detalle de la parte basal; **D**, sección longitudinal de una rama.

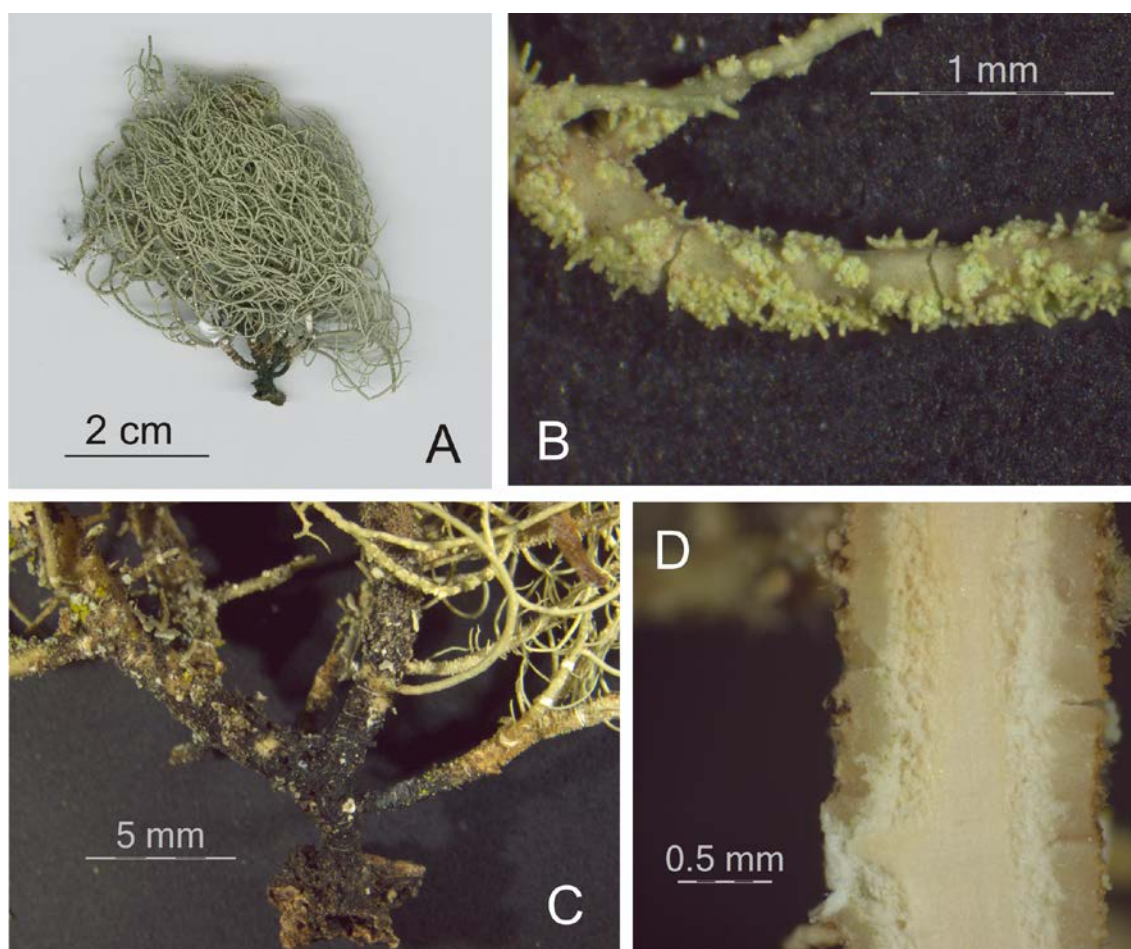


LÁMINA 27 *Usnea subgracilis*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, detalle de una rama con tubérculos erosionados que dan lugar al desarrollo de soralios; **D**, sección longitudinal de una rama.

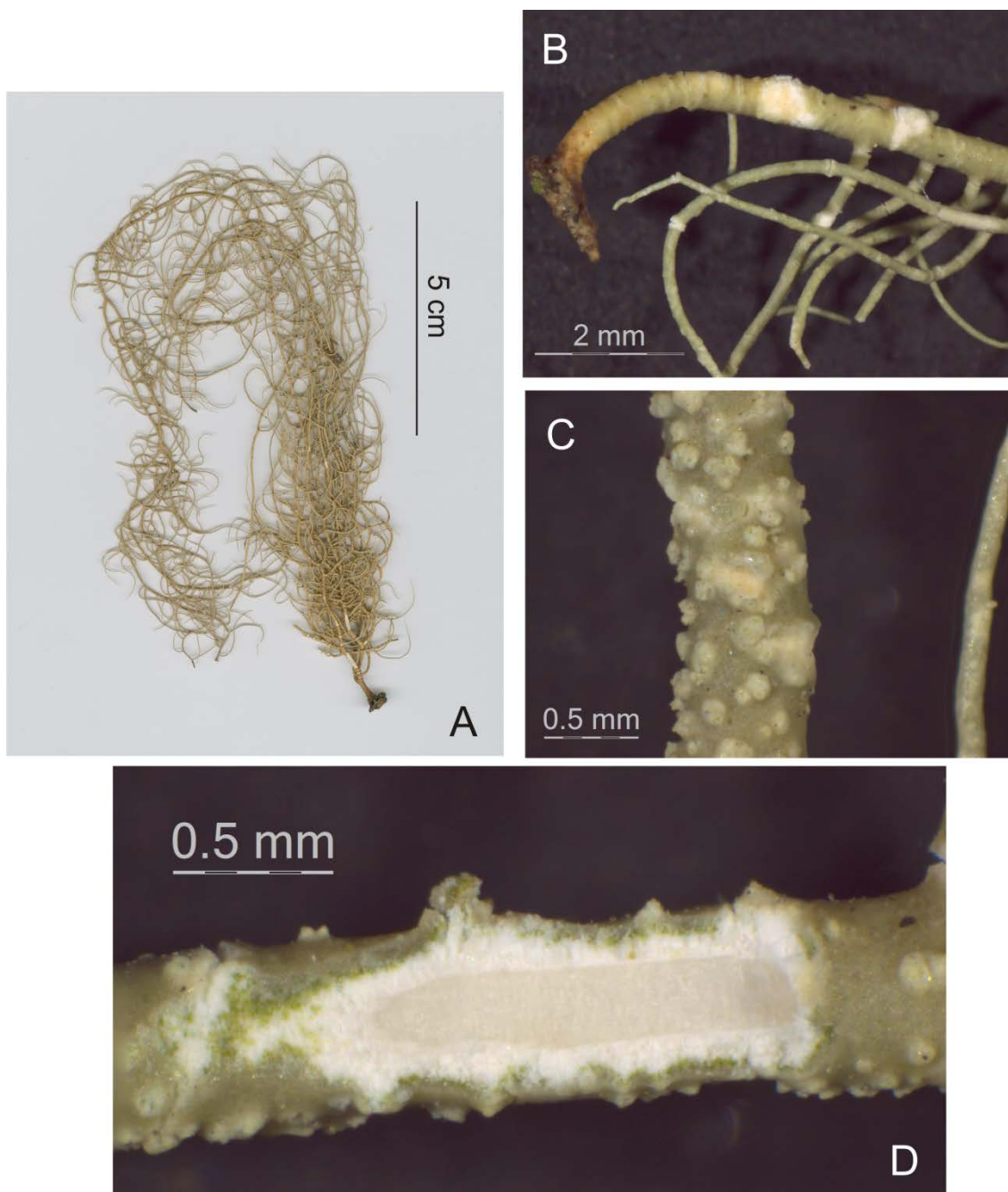


LÁMINA 28 *Usnea subscabrosa*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, detalle de una rama con soralios e isidiomorfos; **D**, aspecto general de las ramas.

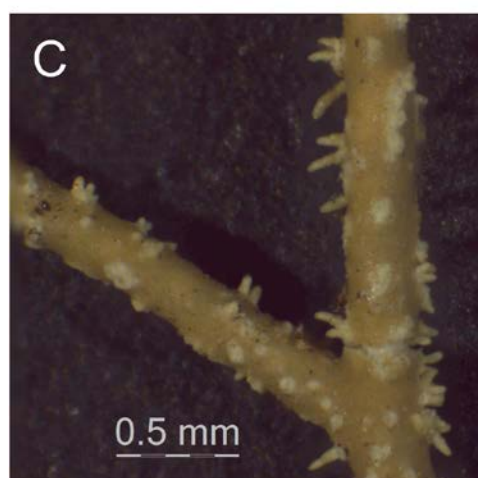


LÁMINA 29 *Usnea substerilis*. **A**, aspecto general del talo; **B**, sección longitudinal de una rama; **C**, detalle de la parte basal; **D**, detalle de los soralios; **E**, aspecto de los ápices de las ramas, cubiertos de soralios.

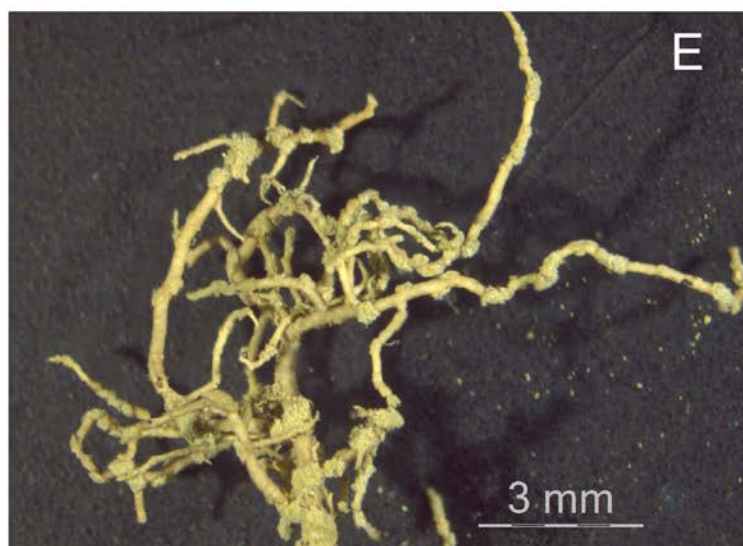
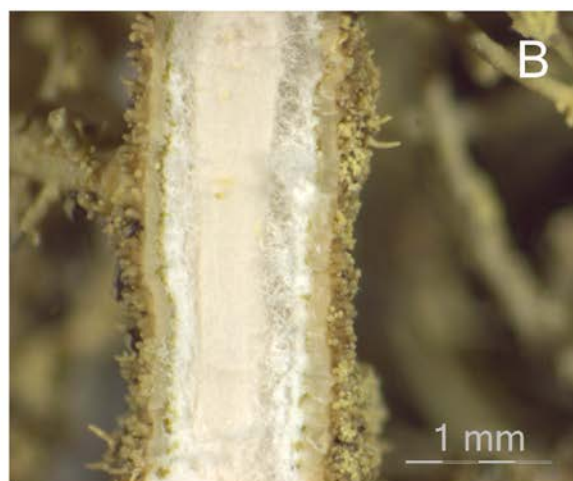


LÁMINA 30 *Usnea wasmuthii*. **A**, aspecto general del talo; **B**, detalle de la parte basal; **C**, detalle de una rama con soralios; **D**, detalle de la base, con pequeñas fisuras longitudinales muy características; **E**, detalle de los soralios longitudinalmente elípticos y bien delimitados, con isidiomorfos; **F**, sección longitudinal de una rama.

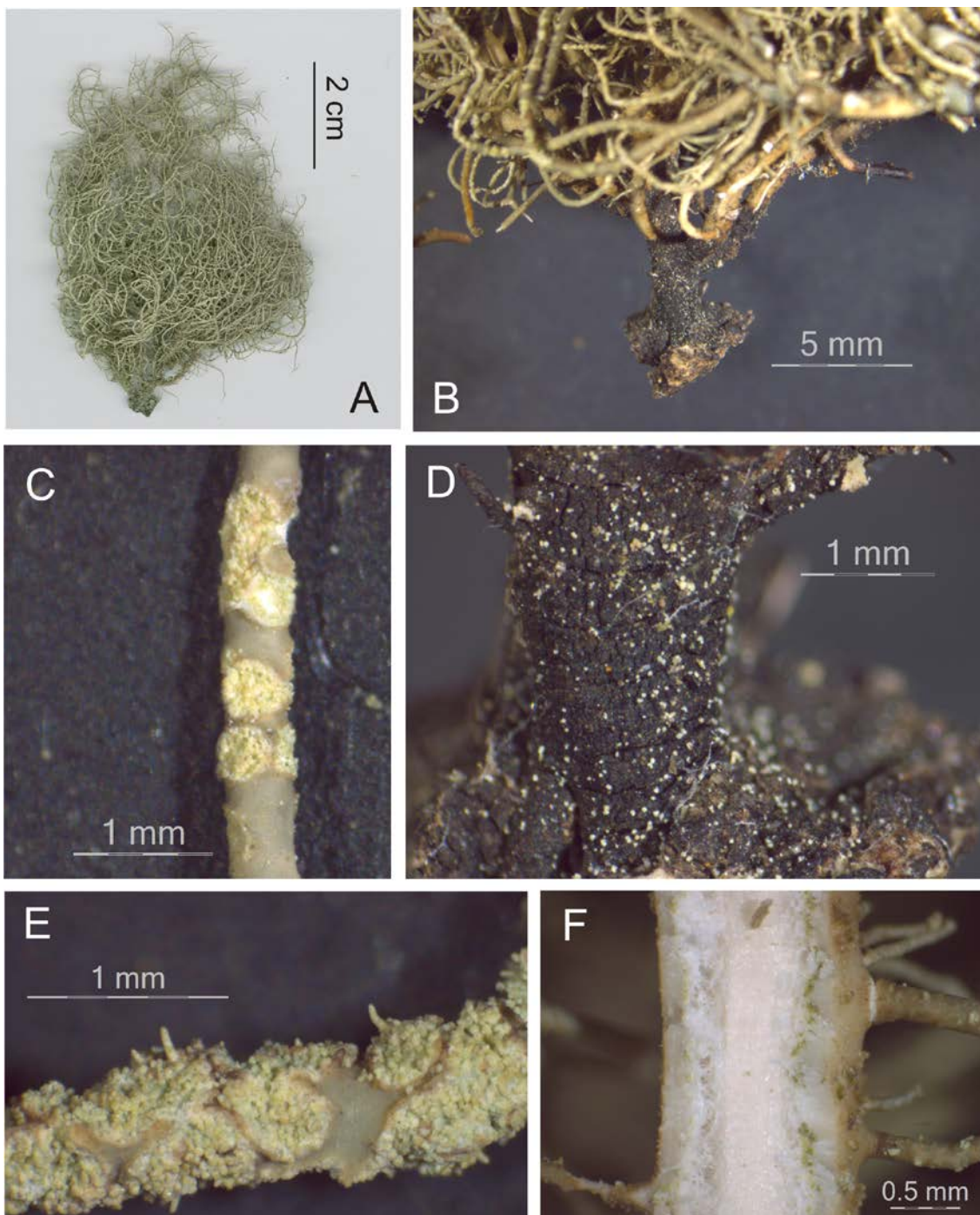
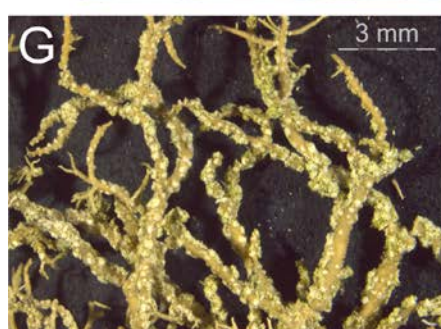
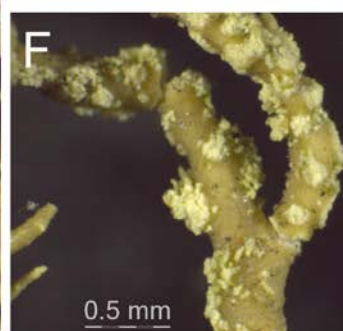
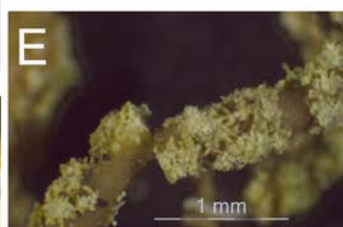
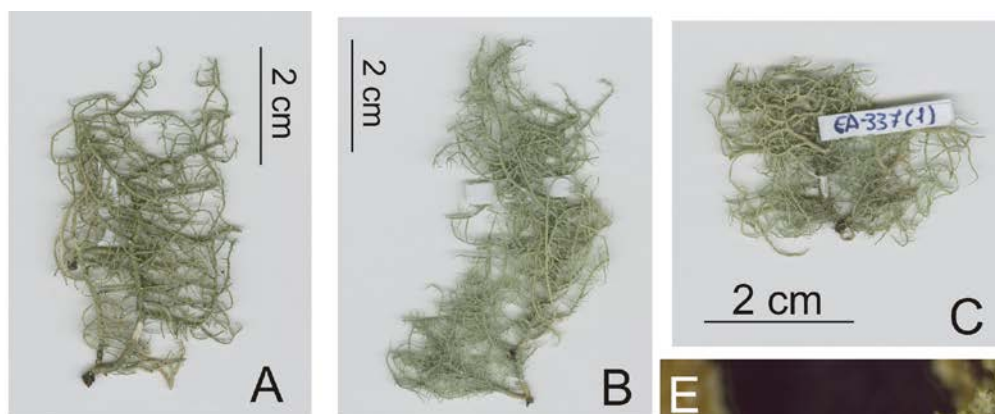


LÁMINA 31 *Usnea* sp. 1. **A, B y C**, aspecto general del talo; **D**, detalle de las ramas laterales constreñidas en el punto de inserción; **E y F**, detalle de los soralios con isidiomorfos; **G**, aspecto general de la parte apical del talo; **H**, detalle de la parte basal; **F**, sección longitudinal de una rama.



Referencias bibliográficas

Referencias bibliográficas

- Adanson M. 1763. *Familles des Plantes*. Paris: Vincent.
- Ahmadjian V. 1958. A guide for the identification of algae occurring as lichen symbionts. *Botaniska Notiser* **111**(4): 632–644.
- Ahmadjian V. & Hale M.E. 1973. *The Lichens*. London: Academic Press.
- Ahti T. 1964. Macrolichens and their zonal distribution in boreal and arctic Ontario, Canada. *Annales Botanici Fennici* **1**: 1–35.
- Akin W.E. 1991. *Global patterns: climate, vegetation, and soils*. University of Oklahoma: Norman Press.
- Almborn O. 1985. Some distribution patterns in the lichen flora of South Africa. *1985 AETFAT Proceedings, Lichenology and Bryology*: 429–432.
- Amo de Paz G., Cubas P., Crespo A., Elix J.A. & Lumbsch H.T. 2012. Transoceanic dispersal and subsequent diversification on separate continents shaped diversity of the *Xanthoparmelia pulla* group (Ascomycota). *PLoS One* **7**(6): e39683.
- Amo de Paz G., Cubas P., Divakar P.K., Lumbsch H.T. & Crespo A. 2011. Origin and diversification of major clades in parmelioid lichens (*Parmeliaceae*, Ascomycota) during the Paleogene Inferred by bayesian analysis. *PLoS ONE* **6**(12): e28161.
- Anglesea D., Greenhalgh G.N. & Velthkamp C. 1983a. The cortex of branch tips in *Usnea subfloridana*. *Transactions of the British Mycological Society* **81**: 438–444.
- Anglesea D., Greenhalgh G.N. & Velthkamp C.J. 1983b. The structure of the thallus tip in *Usnea subfloridana*. *The Lichenologist* **15**: 73–80.
- Araujo M.B. & New M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in ecology and evolution* **22**: 42–47.
- Argüello A., Del Prado R., Cubas P. & Crespo A. 2007. *Parmelia quercina* (*Parmeliaceae*, *Lecanorales*) includes four phylogenetically supported morphospecies. *Biological Journal of the Linnean Society* **91**: 455–467.
- Armaleo D. & Clerc P. 1991. Lichen chimeras: DNA analysis suggests that one fungus forms two morphotypes. *Experimental Mycology* **15**(1): 1–10.
- Arroyo Cabeza, R. 1993. *El género Ramalina* Ach. en la Península Ibérica: química, quimiotaxonomía, morfología, anatomía y distribución. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid.
- Articus K. 2000. Artbestämning av långa hängande skägglavar (släktet *Usnea*) i Sverige. *Svensk Botanisk Tidskrift* **94**: 81–100.
- Articus K. 2004. *Neuropogon* and the phylogeny of *Usnea* s.l. (*Parmeliaceae*, Lichenized Ascomycetes). *Taxon* **53**: 925–934.
- Articus K., Mattsson J.-E., Tibell L., Grube M. & Wedin M. 2002. Ribosomal DNA and β -tubulin data do not support the separation of the lichens *Usnea florida* and *U. subfloridana* as distinct species. *Mycological Research* **106**: 412–418.
- Asahina Y. 1934. Über die Reaktion von Flechten-Thallus. *Acta Phytochimica* **8**: 47–64.
- Asahina Y. 1954. Lichenologische Notizen 99. A new method in describing the relation between cortex medulla and axis of *Usnea*. *Journal of Japanese Botany* **29**: 11–17.

- Asahina Y. 1956. *Lichens of Japan Vol. III. Genus Usnea*. Tokyo: Research Institute for Natural Resources.
- Asahina Y. & Shibata S. 1954. *Chemistry of Lichen Substances*. Tokio: Japan Society for the Promotion of Science.
- Asplund J. & Gauslaa Y. 2008. Mollusc grazing limits growth and early development of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* in broadleaved deciduous forests. *Oecologia* **155**(1): 93–99.
- Awasthi G. 1986 Lichen genus *Usnea* in India. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **61**: 333–421.
- Azami N., Serriñá E. & Arroyo R. 2004. The *Usnea* species of Morocco in R.–G. Werner's Herbarium. *The Bryologist* **107**(2): 180–188.
- Bahillo L. 1989. *Vegetación y flora de los líquenes epífitos de la Cuenca del río Oitaven (Pontevedra)*. Santiago de Compostela: Tesis Doctoral.
- Barreno, E. & Pérez-Ortega, S. 2003. *Líquenes de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio & KRK Ediciones. Principado de Asturias 555 pp. Oviedo.
- Barreno E. & Rico V.J. 1984. Sobre la biología de los líquenes. I. Anatomía, morfología y estructuras vegetativas. *Anales de Biología Murcia, Sección Especial 1*, **1**: 161–195.
- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., Ingram K.K. & Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **22**(3): 148–155.
- Birks H.J.B. 1976. The distribution of European Pteridophytes: a numerical analysis. *New Phytologist* **77**: 257–287.
- Blanco O., Crespo A., Elix J.A., Hawksworth D.L., & Lumbsch H.T. 2004. A molecular phylogeny and a new classification of parmelioid lichens containing *Xanthoparmelia*-type lichenan (Ascomycota: Lecanorales). *Taxon* **53**(4): 959–975.
- Blanco O., Crespo A., Ree R.H. & Lumbsch H.T. 2006. Major clades of parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) and the evolution of their morphological and chemical diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**: 52–69.
- Box E.O. 1981. *Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modelling in Phytogeography*. Junk.
- Brodo I., Sharnoff S. & Sharnoff S. 2001. *Lichens of North America*. New Haven: Yale University Press.
- Bungartz F. 2002. A safe and accurate method to apply spot test chemicals to lichen thalli in the laboratory and the field. *Evansia* **19**(3): 123–124.
- Buschbom J. & Mueller G.M. 2006. Testing “species pair” hypotheses: evolutionary processes in the lichen-forming species complex *Porpidia flavocoerulescens* and *Porpidia melinodes*. *Molecular Biology and Evolution* **23**(3): 574–586.
- Bystrek J. 1994. *Studien über die Flechtengattungen Usnea in Europe*. Lublin: Wydaw.
- Cáceres M., Maia L.C. & Lücking R. 2000. Follicolous lichens and their lichenicolous fungi in the Atlantic rainforest of Brazil: diversity, ecogeography and conservation. In *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen* (B. Schroeter, M. Schlenzog & T.G.A. Green, eds): 47–70. Berlin: J. Cramer.
- Cain S.A. 1944. *Foundations of Plant Geography*. New York: Harpers and Brothers.
- Campbell V., Legendre P. & Lapointe F.J. 2011. The performance of the Congruence Among Distance Matrices (CADM) test in phylogenetic analysis. *BMC evolutionary biology* **11**: 64.

- Carstens B.C., Pelletier T.A., Reid N.M. & Satler J.D. 2013. How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology* **22**(17): 4369–4383.
- Castresana J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular biology and evolution* **17**(4): 540–552.
- Clerc P. 1984a. Contribution à la revision de la systématique des usnées (Ascomycotina, *Usnea*) d'Europe I.-*Usnea florida* (L.) Wigg. emend. Clerc. *Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie* **5**: 333–360.
- Clerc P. 1984b. *Usnea wirthii* – a new species of lichen from Europe and North Africa. *Saussurea* **15**: 33–36.
- Clerc P. 1987a. On the morphology of soralia in the genus *Usnea*. *Bibliotheca Lichenologica* **25**: 99–102.
- Clerc P. 1987b. Systematics of the *Usnea fragilesceus* aggregate and its distribution in Scandinavia. *Nordic Journal of Botany* **7**: 479–495.
- Clerc P. 1991a. *Usnea madeirensis* Mot. (ascomycète lichénisé): une espèce méconnue de l'Europe et de l'Amérique du Nord. *Candollea* **46**: 427–438.
- Clerc P. 1991b. *Usnea wirthii* Clerc new to North America and the British Isles. *The Lichenologist* **23**: 405–407.
- Clerc P. 1992. Some new or interesting species of the genus *Usnea* (lichenized Ascomycetes) in the British Isles. *Candollea* **47**: 513–526.
- Clerc P. 1994. Comment *Usnea mutabilis* Stirton, une espèce nord-américaine, se cache en Europe sous le nom d'*Usnea marocana* Motyka. Une contribution à la systématique du genre *Usnea* (ascomycètes lichénisés). *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* **45**: 309–316.
- Clerc P. 1997. Notes on the genus *Usnea* Dill. ex Adanson. *The Lichenologist* **29**: 209–215.
- Clerc P. 1998. Species Concepts in the Genus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes). *The Lichenologist* **30**: 321–340.
- Clerc P. 2004. Notes on the Genus *Usnea* Adanson. II. *Bibliotheca Lichenologica* **88**: 79–90.
- Clerc P. 2006. Synopsis of *Usnea* (lichenized Ascomycetes) from the Azores with additional information on the species in Macaronesia. *The Lichenologist* **38**(3): 191–212.
- Clerc P. 2007. *Usnea*. In *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*, Vol. 3: 302–335 (T.H. Nash III, C. Gries & F. Bungartz, eds). Tempe, Arizona: Lichens Unlimited, Arizona State University.
- Clerc P. 2011a. Notes on the genus *Usnea* Adans. (lichenized Ascomycota). *Bibliotheca Lichenologica* **106**: 41–51.
- Clerc P. 2011b. *Usnea*. In *Nordic Lichen Flora*, Vol. 4: 107–127 (A. Thell & R. Moberg, eds). Uddevalla: Nordic Lichen Society.
- Clerc P. & Herrera-Campos M.A. 1997. Saxicolous species of *Usnea* subgenus *Usnea* (lichenized Ascomycetes) in North America. *The Bryologist* **100**: 281–301.
- Clerc P. & May P. 2007. *Usnea flammea* (Lecanorales) new for North America. *The Bryologist* **110**: 126–128.
- Common R.S. 1991. The distribution and taxonomic significance of lichenan and isolichenan in the *Parmeliaceae* (lichenized Ascomycotina), as determined by iodine reactions. I. Introduction and methods. II. The genus *Alectoria* and associated taxa. *Mycotaxon* **41**(1): 67–112.
- Crespo A. & Lumbsch H.T. 2010. Cryptic species in lichen-forming fungi. *IMA Fungus* **1**(2): 167.

- Crespo A., Blanco O., Hawksworth D.L. 2001. The potential of mitochondrial DNA for establishing phylogeny and stabilising generic concepts in the parmelioid lichens. *Taxon* **50**: 807–819.
- Crespo A, Molina MC, Blanco O, Schroeter B, Sancho LG & Hawksworth DL. 2002. rDNA ITS and -tubulin gene sequence analyses reveal two monophyletic groups within the cosmopolitan lichen *Parmelia saxatilis*. *Mycological Research* **106**(7): 788–795.
- Crespo A., Kauff F., Divakar P.K., Del Prado R., Pérez-Ortega S., Amo de Paz G., Ferencova Z., Blanco O., Roca-Valiente B., Núñez-Zapata J., Cubas P., Argüello A., Elix J. A., Esslinger T.L., Hawksworth D.L., Millanes A., Molina M.C., Wedin M., Ahti T., Aptroot A., Barreno E., Bungartz F., Calvelo S., Candan M., Cole M., Ertz D., Goffinet B., Lindblom L., Lücking R., Lutzoni J., Mattsson J.-E., Messuti M.I., Miadlikowska J., Piercey-Normore M., Rico V.J., Sipman H.J.M., Schmitt I., Spribille T., Thell A., Thor G., Upreti D.K. & Lumbsch H.T. 2010. Phylogenetic generic classification of parmelioid lichens (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*) based on molecular, morphological and chemical evidence. *Taxon* **59**(6): 1735–1753.
- Crespo A., Lumbsch H.T., Mattsson J.-E., Blanco O., Divakar P.K., Articus K., Wiklund E., Bawingan P.A. & Wedin M. 2007. Testing morphology-based hypotheses of phylogenetic relationships in *Parmeliaceae* (*Ascomycota*) using three ribosomal markers and the nuclear RPB1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 812–824.
- Crespo A., Molina M.C., Blanco O., Schroeter B., Sancho L.G. & Hawksworth D. L. 2002. rDNA ITS and β -tubulin gene sequence analyses reveal two monophyletic groups within the cosmopolitan lichen *Parmelia saxatilis*. *Mycological Research* **106**: 788–795.
- Crespo A. & Pérez-Ortega S. 2009. Cryptic species and species pairs in lichens: a discussion on the relationship between molecular phylogenies and morphological characters. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **66**(S1): 71–81.
- Culberson C.F. 1972. Improved conditions and new data for identification of lichen products by standardized thin-layer chromatographic method. *Journal of Chromatography* **72**(1): 113–125.
- Culberson C.F., Culberson W.L. & Johnson A. 1981. A standardized TLC analysis of β -orcinol depsidones. *The Bryologist* **84**: 16–29.
- Culberson C.F. & Kristinsson H.D. 1970. A standardized method for the identification of lichen products. *Journal of Chromatography* **46**: 85–93.
- Culberson C.F. & Armaleo D. 1992. Induction of a complete secondary-product pathway in a cultured lichen fungus. *Experimental Mycology* **16**(1): 52–63.
- Culberson W.L. 1969. The use of chemistry in the systematics of the lichens. *Taxon* **18**: 152–166.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. & Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* **9**: 772–772.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**: 407–415.
- Degnan J.H. & Rosenberg N.A. 2006. Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLoS Genetics* **2**(5): e68.
- Degnan J.H. & Rosenberg N.A. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology and Evolution* **24**(6): 332–340.
- DePriest P.T. 2004. Early molecular investigations of lichen-forming symbionts: 1986–2001. *Annual Review of Microbiology* **58**: 273–301.
- De Queiroz K. 1999. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In *Species: New Interdisciplinary Essays* (R. A. Wilson, ed.). Cambridge, MA: MIT Press.

- De Queiroz K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**(suppl. 1): 6600–6607.
- De Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* **56**(6): 879–886.
- Dillenius J.J. 1742. *Historia muscorum*. Oxford: Theatro Sheldoniano.
- Divakar P.K., Figueras G., Hladun N.L. & Crespo A. 2010. Molecular phylogenetic studies reveal an undescribed species within the North American concept of *Melanelixia glabra* (Parmeliaceae). *Fungal Diversity* **42**(1): 47–55.
- Divakar P.K., Kauff F., Crespo A., Leavitt S.D. & Lumbsch H.T. 2013. Understanding phenotypical character evolution in parmelioid lichenized fungi (Parmeliaceae, Ascomycota). *PLoSOne* **8**(11): e83115.
- Divakar P.K., Crespo A., Wedin W., Leavitt S.D., Hawksworth D.L., Myllys L., McCune B., Randle T., Bjerke J.W., Ohmura Y., Schmitt I., Boluda C.G., Alors D., Roca-Valiente B., Del-Prado R., Ruibal C., Buaruang K., Núñez-Zapata J., Amo de Paz G., Rico V.J., Molina M.C., Elix J.A., Esslinger T.L., Tronstad I.K.K., Lindgren H., Ertz D., Gueidan C., Saag L., Mark K., Singh G., Dal Grande F., Parnmen S., Beck A., Navarro-Benatti M., Blanchon D., Candan M., Clerc O., Goward T., Grube M., Hodgkinson P.B., Hur J.-S., Kantvilas G., Kirika P.M., Lendemer J., Mattsson J.-E., Messuti M.I., Miadlikowska J., Nelsen M., Ohlson J.I., Pérez-Ortega S., Saag A., Sipman H.J.M., Sohrabi M., Thell A., Thor G., Truong C., Yahr R., Upreti D.K., Cubas P. & Lumbsch T.H. 2015. Evolution of complex symbiotic relationships in a morphologically derived family of lichen-forming fungi. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.13553
- Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **32**: 1792–1797.
- Dobson F.S. 2011. *Lichens. An illustrated guide to the British and Irish species*. Sixth Edition. Slough: Richmond Publishing.
- Ekman S., Andersen H.L. & Wedin M. 2008. The limitations of ancestral state reconstruction and the evolution of the ascus in the *Lecanorales* (lichenized Ascomycota). *Systematic Biology* **57**(1): 141–156.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S. & Guisan A. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**:129–151.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E. & Yates C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* **17**(1): 43–57.
- Elix J.A. 1993. Progress in the generic delimitation of *Parmelia* sensu lato lichens (Ascomycotina: Parmeliaceae) and a synoptic key to the Parmeliaceae. *The Bryologist* **96**: 359–383.
- Elix J.A., Wirtz N. & Lumbsch H.T. 2007: Studies on the chemistry of some *Usnea* species of the *Neuropogon* group (Lecanorales, Ascomycota). *Nova Hedwigia* **85**(3-4): 491–501.
- Esseen P.-A., Ericson L., Lindström H. & Zackrisson O. 1981. Occurrence and ecology of *Usnea longissima* in central Sweden. *The Lichenologist* **13**: 177–190.
- Eschweiler F.G. 1824. *Sistema lichenum, genera exhibens rite distinct, pluribus novis adaucta*. Nürnberg: J. L. Schrag.
- Fazio A.T., Adler M.T., Bertoni M.D., Sepúlveda C.S., Damonte E.B. & Maier M.S. 2007. Lichen secondary metabolites from the cultured lichen mycobionts of *Teloschistes chrysophthalmus* and *Ramalina celastri* and their antiviral activities. *Zeitschrift für Naturforschung* **62C**(7/8): 543–549.

- Fernández-Mendoza F., Domaschke S., García M.A., Jordan P., Martín M.P. & Printzen C. 2011. Population structure of mycobionts and photobionts of the widespread lichen *Cetraria aculeata*. *Molecular Ecology* **20**(6): 1208–1232.
- Fernández-Salegui A.B., Terrón A., Fos S. & Barreno E. 2002. Síntomas de daños por contaminantes atmosféricos en *Parmelia sulcata* Tayl. en la zona de La Robla (León, España). *Lazaroa* **23**: 7–16.
- Ferrier S. & Guisan A. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* **43**(3): 393–404.
- Font i Quer P. 1983. *Diccionario de Botánica*. Barcelona: Editorial Labor.
- Fos S. & Clerc P. 2000. The lichen genus *Usnea* on *Quercus suber* in Iberian cork-oak forests. *The Lichenologist* **32**: 67–88.
- Galloway D.J. 1988. Plate tectonics and the distribution of cool temperate Southern Hemisphere macrolichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* **96**: 45–55.
- Galloway D.J. 1991a. Phytogeography of Southern Hemisphere lichens. In *Quantitative Approaches to Phytogeography* (P.L. Nimis & T.J. Crovello, eds): 233–262. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Galloway D.J. 1991b. Biogeographical relationships of Pacific tropical lichen floras. In *Tropical Lichens: their Systematics, Conservation, and Ecology* (D.J. Galloway, ed.), Systematics Association Special Volume **43**: 1–16. Oxford: Clarendon Press.
- Galloway D.J. 1994. Biogeography and ancestry of lichens and other Ascomycetes. In *Ascomycete Systematics: Problems and Perspectives in the Nineties* (D.L. Hawksworth, ed.): 175–184. New York: Plenum Press.
- Galloway D.J. 2008. Lichen biogeography. In *Lichen Biology* 2nd Ed. (T.H. Nash III, ed): 119–216. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gardes M. & Bruns T.D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhiza and rusts. *Molecular Ecology* **2**: 113–118.
- Gauslaa Y. 2005. Lichen palatability depends on investments in herbivore defence. *Oecologia* **143**(1): 94–105.
- Gómez A. & Lunt D.H. 2007. Refugia within refugia: Patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In *Phylogeography of southern European refugia* (S. Weiss & N. Ferrand, eds): 155–188. Dordrecht: Springer.
- Good R. 1953. *The Geography of the Flowering Plants*. London: Longman.
- Goward T. & Ahti T. 1997. Notes on the distributional ecology of the *Cladoniaceae* (lichenized Ascomycetes) in temperate and boreal western North America. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **82**: 143–155.
- Grube M. & Kroken S. 2000. Molecular approaches and the concept of species and species complexes in lichenized fungi. *Mycological Research* **104**(11): 1284–1294.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147–186.
- Guisan A., Edwards T.C. & Hastie T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* **157**(2): 89–100.
- Hale M.E. 1983. *The biology of lichens*. 3rd edition. London: Arnold.

- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41**: 95–98.
- Hall B.G. 2008. *Phylogenetic trees made easy. A how-to manual*. 3th Ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Halonen P. 2000. *Studies on the lichen genus Usnea in East Fennoscandia and Pacific North America*. PhD: Oulu University Library.
- Halonen P. & Ahti T. 2002. Proposal to conserve the name *Usnea fulvoreagens* (lichenized Ascomycota, Parmeliaceae) with a conserved type. *Taxon* **51**(1): 183.
- Halonen P., Clerc P., Goward T., Brodo I.M. & Wulff K. 1998. Synopsis of the genus *Usnea* (lichenized Ascomycetes) in British Columbia, Canada. *The Bryologist* **101**: 36–60.
- Halonen P., Myllus L., Ahti T. & Petrova V.O. 1999. The lichen genus *Usnea* in East Fennoscandia. III. The shrubby species. *Annales Botanici Fennici* **36**: 235–256.
- Hansson B., Hasselquist D., Tarka M., Zehtindjiev P. & Bensch S. 2008. Postglacial colonisation patterns and the role of isolation and expansion in driving diversification in a passerine bird. *PLoS One* **3**(7): e2794.
- Harrold P. 2014. A review of the medullary chemistry of the genus *Usnea* in Britain and Ireland. *British Lichen Society Bulletin* **115**: 44–54.
- Hauck M., Jürgens S.R., Huneck S. & Leuschner C. 2009. High acidity tolerance in lichens with fumarprotocetraric, perlatolic or thamnolic acids is correlated with low pK a1 values of these lichen substances. *Environmental pollution* **157**(10): 2776–2780.
- Hawksworth D.L. 1976. Lichen taxonomy. In *Lichenology: Progress and Problems* (D. H. Borwn, D. L. Hawksworth & R. H. Bailey, eds): 139–184. London: Academic Press.
- Hawksworth D.L. 1986. The lichen genus *Usnea* subgenus *Neuropogon*. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Botany Series* **13**: 1–130.
- Hawksworth D.L., Iturriaga T. & Crespo A. 2005. Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos. *Revista Iberoamericana de Micología* **22**(2): 71–82.
- Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C. & Pegler D.N. 1995. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. Wallingford: CAB International, Cambridge University Press.
- Hawksworth D.L. & Rose F. 1976. *Lichens as Pollution Monitors*. London: E. Arnold.
- Henssen A. & Jahns H.M. (1973) ['1974'] *Lichenes eine Einführung in die Lichinaceae (Lichenes)*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Hernandez P.A., Graham C.H., Master L.L. & Albert D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modelling methods. *Ecography* **29**(5): 773–785.
- Herrera-Campos M.A., Clerc P. & Nash III T.H. 1998. Pendulous species of *Usnea* from the temperate forests in Mexico. *The Bryologist* **101**: 303–329.
- Herrera-Campos M.A., Nash III T.H. & García A.Z. 2001. Preliminary study of the *Usnea fragilescens* aggregate in Mexico. *The Bryologist* **104**: 235–259.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907–913.

- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. & Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Hladun N. & Llimona X. 2002–2007. Checklist of the Lichens and lichenicolous Fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. Published on internet [accessed 30 October 2015] <http://botanica.bio.ub.es/checklist/checklist.htm>
- Holdridge L.R. 1967. *Life Zone Ecology*. T. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Honegger R. 2012. The Symbiotic Phenotype of Lichen-Forming Ascomycetes and Their Endo- and Epibionts. In *The Mycota. Vol IX - Fungal associations* (K. Esser, ed.): 287–339. Berlin: Springer.
- Howe R.H. Jr. 1912. The lichens of the Linnean Herbarium with remarks on Acharian material. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **39**(4): 199–203.
- Huelsenbeck J.P. & Ronquist F. 2001. MRBAYES: bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* **17**: 754–755.
- Humboldt A. & Bonpland A. 1807. *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer*. Edición facsimil 1963, Darmstadt: Wiss. Buchg.
- Huneck S. 1999. The significance of lichens and their metabolites. *Naturwissenschaften* **86**(12): 559–570.
- Huneck S. & Yoshimura Y. 1996. *Identification of lichen substances*. Berlin: Springer.
- Ingólfssdóttir K. 2002. Usnic acid. *Phytochemistry*. **61**(7): 729–736.
- IPNI (The International Plant Names Index). 2012. Published on the Internet <http://www.ipni.org> [accessed 30 October 2015].
- James P.W. 1979. Notes on *Usnea rubiginea* and *U. rubicunda*. *The Lichenologist* **11**: 322–323.
- James P.W., Clerc P. & Purvis O.W. 2009. *Usnea*. In *The Lichens of Great Britain and Ireland* (C.W. Smith, A. Aptroot, B.J. Coppins, A. Fletcher, O.L. Gilbert, P.W. James & P.A. Wolseley, eds.): 918–929. London: British Lichen Society.
- Jansson K.U., Palmqvist K. & Esseen P.-A. 2009. Growth of the old forest lichen *Usnea longissima* at forest edges. *The Lichenologist* **41**(6): 663–672.
- Jayalal U., Joshi S., Oh S.O., Koh Y.J., Crişan F. & Hur J.S. 2013. Lichen Mycota in South Korea: The Genus *Usnea*. *Mycobiology* **41**(3): 126–130.
- Jørgensen P.M. 1994. Studies in the lichen family *Pannariaceae* VI: the taxonomy and phytogeography of *Pannaria* Del. s. lat. *Journal Hattori Botanical Laboratory* **76**: 197–206.
- Jørgensen P.M., James P.W. & Jarvis C.E. 1994. Linnaean lichen names and their typification. *Botanical Journal of the Linnean Society* **115**: 261–405.
- Kadereit J.W., Griebeler E.M. & Comes H.P. 2004. Quaternary diversification in European alpine plants: pattern and process. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* **359**: 265–274.
- Kappen L. & Straka H. 1988. Pollen and spore transport into the Antarctic. *Polar Biology* **8**: 173–180.
- Kärnefelt E.I., Emanuelsson K. & Thell A. 1998. Anatomy and systematics of usneoid genera in the *Parmeliaceae*. *Nova Hedwigia* **67**: 71–92.
- Katoh K., Misawa K., Kuma K. I. & Miyata T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic acids research* **30**(14): 3059–3066.

- Kearsey S.E. & Labib K. 1998. MCM proteins: evolution, properties, and role in DNA replication. *Biochimica et Biophysica Acta-Gene Structure and Expression* **1398**(2): 113–136.
- Kelly L.J., Hollingsworth P.M., Coppins B. J., Ellis C.J., Harrold P., Tosh J. & Yahr R. 2011. DNA barcoding of lichenized fungi demonstrates high identification success in a floristic context. *New Phytologist* **191**: 288–300.
- Keon D.B. 2002. Fertile *Usnea longissima* in the Oregon Coast Range. *The Lichenologist* **34**: 13–17.
- Keon D.B. & Muir P. S. 2002. Growth of *Usnea longissima* across a variety of habitats in the Oregon Coast Range. *The Bryologist* **105**: 233–242.
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* **16**: 111–120.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. & Stalpers J.A. 2008. *Dictionary of the Fungi*. 10th Edition. Wallingford: CAB International.
- Knowles L.L., Carstens B.C. 2007. Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic Biology* **56**: 887–895.
- Kok A. 1966. A short history of the orchil dyes. *The Lichenologist* **3**(02): 248–272.
- Korf R.P. 1972. Synoptic key to the genera of the *Pezizales*. *Mycologia* **64**: 937–994.
- Krog H., Østagen H. & Tønsberg T. 1994. *Lavflora*. Oslo: Universitetsforlaget.
- Kroken S. & Taylor J.W. 2000. Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *The Bryologist* **103**(4): 645–660.
- Kroken S. & Taylor J. W. 2001. A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia*. *Mycologia* **93**: 38–53.
- Kurokawa S. 1972. Probable mode of differentiation of lichens in Japan and Eastern North America. In *Floristics and Palaeofloristics of Asia and Eastern North America* (A. Graham, ed.): 139–146. Amsterdam: Elsevier.
- Laguna A. 1555. *Pedacio Dioscórides Anazarbeo ...* Amberes: Juan Latio. [Traducción comentada e ilustrada de la obra de Dioscórides].
- Lanfear R., Calcott B., Ho S. Y. & Guindon S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution* **29**(6): 1695–1701.
- Laundon J.R. 1965. Lichens new to the British Flora: 3. *The Lichenologist* **3**(1): 65–71.
- Lawrey J.D. 1986. Biological role of lichen substances. *The Bryologist* **89**: 111–122.
- Lawrey J.D. 1995. Lichen allelopathy: a review. In *Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications* (K.M.M. Inderjit, Dakshini & F. A. Einhellig, eds.). Washington DC: ACS Symposium Series 582, American Chemical Society.
- Leavitt S.D., Johnson L. & St Clair L.L. 2011. Species delimitation and evolution in morphologically and chemically diverse communities of the lichen-forming genus *Xanthoparmelia* (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*) in western North America. *American Journal of Botany* **98**:175–188.
- Leavitt S.D., Esslinger T.L., Spribille T., Divakar P.K. & Lumbsch H.T. 2013. Multilocus phylogeny of the lichen-forming fungal genus *Melanohalea* (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*): Insights on diversity, distributions, and a comparison of species tree and concatenated topologies. *Molecular phylogenetics and evolution* **66**(1): 138–152.

- Legendre P & Lapointe F.-J. 2004. Assessing congruence among distance matrices: Single-malt Scotch whiskies revisited. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* **46**(4): 615–629.
- Lendemer J.C. 2006. Nomenclature and typification in the genus *Usnea* (lichenized *Ascomycetes*). — V. *Usnea hersperina* Motyka. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **155**: 25–27.
- Lendemer J.C. & Tavares I. 2004. Nomenclature and typification in the genus *Usnea* (Lichenized *Ascomycetes*) – IV. *Usnea stuppea* & *Usnea substerilis*. *Sida* **21**(2): 637–642.
- Lin C.K. 2007. The Lichen Genus *Usnea* at Meifeng, Central Taiwan. *Collection and Research* **20**: 1–7.
- Linda in Arcadia. 2013. *Usnea dasopoga*, a name to be reinstated for *U. filipendula*, and its orthography. *Taxon* **62**: 604–605.
- Llimona X. & Hladun N. 2001. Checklist of the Lichens and lichenicolous Fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Bocconeia* **14**: 5–581.
- Lobo J.M. 2008. More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics* **5**: 14–19.
- López de Silanes, M.E., Paz-Bermúdez, G., Etayo, J. & Terrón, A. 1999. Aportación al catálogo de líquenes del Parque Nacional de los Picos de Europa, N de España. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* **9**: 83–98.
- Lukáč M. 2010. Contribution to the Genus *Usnea* (*Parmeliaceae*) in Slovakia: *Usnea glabrescens*. *Hacquetia* **9**(1): 5–165.
- Lücking R. 2003. Takhtajan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis. *The Lichenologist* **35**: 33–54.
- Lumbsch H.T. 1998. The use of metabolic data in lichenology at the species and subspecific levels. *The Lichenologist* **30**(4–5): 357–367.
- Lumbsch H.T. & Leavitt S.D. 2011. Goodbye morphology? A paradigm shift in the delimitation of species in lichenized fungi. *Fungal Diversity* **50**(1): 59–72.
- Lumbsch H.T. & Wirtz N. 2011. Phylogenetic relationships of the neuropogonoid core group in the genus *Usnea* (*Ascomycota: Parmeliaceae*). *The Lichenologist* **43**(6): 553–559.
- Luo H., Yamamoto Y., Kim J.A., Jung J. S., Koh Y.J. & Hur J.S. 2009. Lecanoric acid, a secondary lichen substance with antioxidant properties from *Umbilicaria antarctica* in maritime Antarctica (King George Island). *Polar Biology* **32**(7): 1033–1040.
- Lutzoni F. 1997. Phylogeny of lichen- and non-lichen-forming omphalinoid mushrooms and the utility of testing for combinability among multiple data sets. *Systematic Biology* **46**: 373–406.
- Lutzoni F., Pagel M. & Reeb V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature* **411**: 937–940.
- Lutzoni F., Kauff F., Cox C.J., McLaughlin D., Celio G., Dentinger B., Padamsee M., Hibbett D., James T.Y., Baloch E., Grube M., Reeb V., Hofstetter V., Schoch C., Arnold E., Miadlikowska J., Spatafora J., Johnson D., Hambleton S., Crockett M., Shoemaker R., Sung G.H., Lücking R., Lumbsch T., O'Donnell K., Binder M., Diedrich P., Ertz D., Gueidan C., Hansen K., Harris R.C., Hosaka K., Lim Y.W., Matheny B., Nishida H., Pfister D., Rogers J., Rossman A., Schmitt I., Sipman H., Stone J., Sugiyama J., Yah, R. & Vilgalys R. 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. *American Journal of Botany* **91**(10): 1446–1480.

- Macías F.A., Molinillo J.M.G., Varela R.M. & Galindo J.C.G. 2007. Allelopathy—a natural alternative for weed control. *Pest Management Science* **63**(4): 327–348.
- Manrique Reol, E. 1989. Aplicación de técnicas analíticas e interpretación de las variaciones químicas en líquenes. *Anales Jard. Bot. Madrid* **46**(1): 249–257.
- Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen R. K. & Thuiller, W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and distributions* **15**(1): 59–69.
- Martínez I., Burgaz A.R., Vitikainen O. & Escudero A. 2003. Distribution patterns in the genus *Peltigera* Willd. *The Lichenologist* **35**(04): 301–323.
- Martínez I., Flores T., Otálora M.A., Belinchón R., Prieto M., Aragón G. & Escudero A. 2012. Multiple-scale environmental modulation of lichen reproduction. *Fungal Biology* **116**(11): 1192–1201.
- Martínez I., Flores T., Aragón G., Otálora M.A.G. & Rubio-Salcedo M. 2014. What factors influence the occurrence of the genus *Degelia* (a threatened lichen) in central Spain? *Fungal Ecology* **11**: 50–59.
- Mateo R.G., Felicísimo A.M. & Muñoz J. 2012. Modelos de distribución de especies y su potencialidad como recurso educativo interdisciplinar. *Reduca (Biología)* **5**(1): 137–153.
- Matheny P.B., Liu Y.J., Ammirati J.F. & Hall B.D. 2002. Using RPB1 sequences to improve phylogenetic inference among mushrooms (*Inocybe*, *Agaricales*). *American Journal of Botany* **89**: 688–698.
- Mattsson J.-E. & Lumbsch T.H. 1989. The use of the species pair concept in lichen taxonomy. *Taxon* **38**: 238–241.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- McArthur R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. New York: Harper and Row.
- Medina C.D., Ávila L.J. & Morando M. 2013. Hacia una Taxonomía Integral: poniendo a prueba especies candidatas relacionadas a *Liolaemus buergeri* Werner 1907 (*Iguania: Liolaemini*) mediante análisis morfológicos. *Cuadernos de Herpetología* **27**(1): 27–34.
- Mies B. & Lösch R. 1995. Relative habitat constancy of lichens on the Atlantic islands. *Cryptogamic Botany* **5**: 192–198.
- Moberg R. 1994. Is the Pacific an area of speciation for some foliose genera of the lichen family *Physciaceae*? *Journal Hattori Botanical Laboratory* **76**: 173–181.
- Moberg R. & Holmåsen I. 1992. *Flechten von Nord- und Mitteleuropa. Ein Bestimmungsbuch*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Moir D., Stewart S.E., Osmond B.C. & Botstein D. 1982. Cold-sensitive cell-division-cycle mutants of yeast: isolation, properties, and pseudoreversion studies. *Genetics* **100**(4): 547–563.
- Molnár K. & Farkas E. 2010. Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. *Zeitschrift für Naturforschung C* **65**: 157–173.
- Motyka J. 1936. *Lichenum generis Usnea studium monographicum Leopoli. Pars Systematica 1*. Lublin.
- Motyka J. 1937. *Lichenum generis Usnea studium monographicum Leopoli. Pars Systematica 2*(1). Lublin.
- Motyka J. 1938. *Lichenum generis Usnea studium monographicum Leopoli. Pars Systematica 2*(2). Lublin.
- Motyka J. 1947. *Lichenum generis Usnea studium monographicum. Pars generalis. Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Sectio 3: Biologia* **1**: 277–476.

- Müller K. 2001. Pharmaceutically relevant metabolites from lichens. *Applied Microbiology and Biotechnology* **56**(1–2): 9–16.
- Myllys L. 1994. *Usnea glabrata* (lichenized Ascomycotina) in East Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* **150**: 125–130.
- Nash III T.H. 2008a. *Lichen Biology*. 2nd Ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nash III T.H. 2008b. Lichen sensitivity to air pollution. In *Lichen Biology*. 2nd Ed. (T.H. Nash III ed.): 216–233. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nearing G.G. 1947. *The Lichen Book, Handbook of the Lichens of Northeastern United States*. Ridgewood. 648 pp.
- Nimis P.L. Scheidegger C., & Wolseley P.A. (eds.) 2002. *Monitoring with lichens—monitoring lichens*. Dordrecht: Netherlands.
- Nimis P.L., & Skert N. 2006. Lichen chemistry and selective grazing by the coleopteran *Lasioderma serricorne*. *Environmental and Experimental Botany* **55**(1): 175–182.
- Nishitoba Y., Nishimura I., Nishiyama T., & Mizutani J. 1987. Lichen acids, plant growth inhibitors from *Usnea longissima*. *Phytochemistry* **26**(12): 3181–3185.
- Nybakken L. & Gauslaa Y. 2007. Difference in secondary compounds and chlorophylls between fibrils and main stems in the lichen *Usnea longissima* suggests different functional roles. *The Lichenologist* **39**(05): 491–494.
- Nylander W. 1866. Hypochlorite of lime and hydrate of potash, two new criteria in the study of lichens. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* **9**(38): 358–365.
- Ohmura Y. 2001. Taxonomic study of the genus *Usnea* (lichenized Ascomycetes) in Japan and Taiwan. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* **90**: 1–96.
- Ohmura Y. 2002. Phylogenetic evaluation of infrageneric groups of the genus *Usnea* based on ITS regions in rDNA. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **92**: 231–243.
- Ohmura Y. 2012. A Synopsis of the Lichen Genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) in Taiwan. *Memoirs of the National Museum of Nature and Science* **48**: 91–137.
- Ohmura Y. 2014. *Usnea flavocardia* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) New to Asia. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series B (Botany)* **40**: 69–72.
- Ohmura Y. & Kanda H. 2004. Taxonomic status of section Neuropogon in the genus *Usnea* elucidated by morphological comparisons and ITS rDNA sequences. *The Lichenologist* **36**(3–4): 217–225.
- Ohmura Y., Lin C.K. & Wang P.H. 2010. Three sorediate species of the genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) new to Taiwan. *Memoirs of the National Museum of Nature and Science* **46**: 69–76.
- Orange A., James P.W. & White F.J. 2001. *Microchemical methods for the identification of Lichens*. London: British Lichen Society.
- Otte V., Esslinger T.L. & Litterski B. 2002. Biogeographical research on European species of the lichen genus *Physconia*. *Journal of Biogeography* **29**: 1125–1141.
- Pando F., Lusa S., Guerra C., Notario del Val M.V., Fernández Segovia, J., Ortega Maqueda, M.I., Lujano Bermúdez, M.C., Cezón García, K. & Crespo, A. 1994–2010. HERBAR (3.4i): Una aplicación de bases de datos para gestión de herbarios, <http://www.gbif.es/herbar/herbar.php>. Unidad de Coordinación de GBIF.ES, CSIC. Ministerio de Ciencia e Innovación, España.

- Paradis E, Claude J, Strimmer K 2004 APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**: 289–290.
- Pearson R.G., Thuiller W., Araujo, M.B., Martinez-Meyer E., Brotons L., McClean C.J., Miles L., Segurado P., Dawson T.P. & Lees D.C. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* **33**: 1704–1711.
- Pérez-Vargas I., Hernández Padrón C., Arroyo R. & Seríñá E. 2010a. *Usnea brasiliensis* (Zahlbr.) Motyka (*Parmeliaceae*), a new amphi-Atlantic disjunct lichen species. *The Bryologist* **113**(2): 308–312.
- Pérez-Vargas I., Hernández-Padrón C., Arroyo R. & Seríñá E. 2010b. *Usnea chaetophora*, a lichen new to the Macaronesian Region. *The Lichenologist* **42**: 347–351.
- Petrini O. & Sieber T.N. 2001. Computer-Assisted Taxonomy and Documentation. In *The mycota: a comprehensive treatise on fungi as experimental systems for basic and applied research*: 203–216. Berlin: Springer-Verlag.
- Phillips S.J 2005. *A brief tutorial on Maxent*. AT&T Research.
- Phillips S.J. & Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**: 161–175.
- Pino-Bodas R., Burgaz A.R. & Martín M.P. 2010. Elucidating the taxonomic rank of *Cladonia subulata* versus *C. rei* (*Cladoniaceae*). *Mycotaxon* **113**(1): 311–326.
- Pino-Bodas R., Burgaz A.R., Martín M.P. & Lumbsch H.T. 2012. Species delimitations in the *Cladonia cariosa* group (*Cladoniaceae*, *Ascomycota*). *The Lichenologist* **44**: 121–135.
- Poelt J. 1970. Das Konzept der Artenpaare bei den Flechten. *Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Botanik herausgegeben von der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **4**: 187–198.
- Poelt J. 1972. Die taxonomische Behandlung von Artenpaaren bei den Flechten. *Botaniska Notiser* **125**: 77–81.
- Posada D. 2008. JModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* **25**: 1253–1256.
- Posada D. & Buckley T.R. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology* **53**(5): 793–808.
- Pöykkö H., Hyvärinen M., & Bačkor M. 2005. Removal of lichen secondary metabolites affects food choice and survival of lichenivorous moth larvae. *Ecology* **86**(10): 2623–2632.
- Printzen C. 2010. Lichen systematics: the role of morphological and molecular data to reconstruct phylogenetic relationships. *Progress in Botany* **71**: 233–275.
- Printzen C. & Lumbsch H.T. 2000. Molecular evidence for the diversification of extant lichens in the Late Cretaceous and Tertiary. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **17**(3): 379–387.
- Pyper T.G., Unsworth M.H. & Bond B.J. 2006. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. II. Field measurements at the branch and canopy scale. *Canadian Journal of Forest Research* **36**(4): 819–832.
- Raja H.A., Schoch C.L., Hustad V.P., Shearer C.A. & Miller A.N. 2011. Testing the phylogenetic utility of MCM7 in the *Ascomycota*. *MycKeys* **6**: 47–56.
- Rambaut A. 2009. FigTree v1.3.1: Tree Figure Drawing Tool. Available from: <<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>>.

- Randlane T., Tõrra T., Saag A. & Saag L. 2009. Key to European *Usnea* species. *Bibliotheca Lichenologica* **100**: 419–462.
- Rankovic' B. & Mišić' M. 2008. The antimicrobial activity of the lichen substances of the lichens *Cladonia furcata*, *Ochrolechia androgyna*, *Parmelia caperata* and *Parmelia conspersa*. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* **22**(4): 1013–1016.
- Rankovic' B., Mišić' M. & Sukdolac S. 2008. The antimicrobial activity of substances derived from the lichens *Physcia aipolia*, *Umbilicaria polyphylla*, *Parmelia caperata* and *Hypogymnia physodes*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* **24**(7): 1239–1242.
- Raxworthy C.J., Ingram C.M., Rabibisoa N. & Pearson R.G. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* **56**(6): 907–923.
- Richardson D.H.S. 1988. Medicinal and other economic aspects of lichens. In *Handbook of Lichenology*, Vol. 3 (M. Galun, ed.): 93–108. Boca Ratón: CRC Press.
- Rissler L.J. & Apodaca J.J. 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* **56**(6): 924–942.
- Rivas-Martínez S. & Gandullo J.M. 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España: 1: 400.000*. Madrid: ICONA.
- Rodríguez Guitián M.A. & Ramil-Rego P. 2007. Clasificaciones climáticas aplicadas a Galicia: revisión desde una perspectiva biogeográfica. *Recursos Rurais* **3**: 31–53.
- Rodríguez J.M., Estrabou C., Truong C. & Clerc P. 2011. The saxicolous species of the genus *Usnea* subgenus *Usnea* (Parmeliaceae) in Argentina and Uruguay. *The Bryologist* **114**(3): 504–525.
- Ronquist F. & Huelsenbeck J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**(12): 1572–1574.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A. & Huelsenbeck J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* **61**(3): 539–542.
- Rosenberg N.A. & Tao R. 2008. Discordance of species trees with their most likely gene trees: the case of five taxa. *Systematic Biology* **57**(1): 131–140.
- Saag L., Tõrra T., Saag A., Del Prado R. & Randlane T. 2011. Phylogenetic relations of European shrubby taxa of the genus *Usnea*. *The Lichenologist* **43**: 427–444.
- Salisbury E.J. 1926. The geographical distribution of plants in relation to climatic factors. *The Geographical Journal* **57**: 312–335.
- Sambrook J., Fritsch E.F. & Maniatis T. 1989. *Molecular cloning: a laboratory manual*. 2nd Ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Sánchez L.A. 1989. *El clima y las aguas*. Madrid: Síntesis.
- Sancho L.G. 2011. Lichens. In *Encyclopaedia of astrobiology* Vol. 1 (M. Gargaud, J. Cernicharo Quintanilla, R. Amils, H.J. Cleaves, W.M. Irvine, D. Pinti & M. Viso, eds.). Berlin: Springer.
- Sancho L.G., de la Torre R., Horneck G., Acaso C., De los Ríos A. & Schuster M. 2007. Lichens survive in space: Results from the 2005 LICHENS experiment. *Astrobiology* **7**: 443–454.

- Scherrer S., Zippler U. & Honegger R. 2005. Characterisation of the mating-type locus in the genus *Xanthoria* (lichen-forming *Ascomycetes*, *Lecanoromycetes*). *Fungal Genetics and Biology* **42**: 976–988.
- Schmitt I., Crespo A., Divakar P.K., Fankhauser J.D., Herman-Sackett E., Kalb K., Nelsen M.P., Nelson N.A., Rivas-Plata E., Shimp A.D., Widhalm T. & Lumbsch H.T. 2009. New primers for promising single-copy genes in fungal phylogenetics and systematics. *Persoonia* **23**: 35–40.
- Schoch C.L., Sung G.H., López-Giráldez F., Townsend J.P., Miadlikowska J., Hofstetter V., Robbertse B., Matheny P.B., Kauff F., Wang Z., Gueidan C., Andrieu R.M., Trippe K., Ciuffetti L.M., Wynns A., Fraker E., Hodkinson B.P., Bonito G., Groenewald J.Z., Arzanlou M., Sybren de Hoog G., Crous P.W., Hewitt D., Pfister D.H., Peterson K., Gryzenhout M., Wingfield M.J., Aptroot A., Suh S.O., Rossman A.Y., Lumbsch H.T., Lücking R., Büdel B., Rauhut A., Diederich P., Ertz D., Geiser D.M., Hosaka K., Inderbitzin P., Kohlmeyer J., Volkmann-Kohlmeyer B., Mostert L., O'Donnell K., Sipman H., Rogers J.D., Shoemaker R.A., Sugiyama J., Summerbell R.C., Untereiner W., Johnston P.R., Stenroos S., Zuccaro A., Dyer P.S., Crittenden P.D., Cole M.S., Hansen K., Trappe J.M., Yahr R., Lutzoni F. & Spatafora J.W. 2009. The *Ascomycota* Tree of Life: A Phylum-wide Phylogeny Clarifies the Origin and Evolution of Fundamental Reproductive and Ecological Traits. *Systematic Biology* **58**(2):224–239.
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J.L., Levesque C.A., Chen W.T. & Consortium F.B., 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**: 6241–6246.
- Segurado P. & Araujo M.B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* **31**: 1555–1568.
- Seriñá Ramírez, E. 1993. *Estudio químico en líquenes de la provincia de Madrid*. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid.
- Seymour F.A., Crittenden P.D., Wirtz N., Øvstedal D.O., Dyer P.S. & Lumbsch H.T. 2007. Phylogenetic and morphological analysis of Antarctic lichen-forming *Usnea* species in the group *Neuropogon*. *Antarctic Science* **19**: 71–82.
- Shukla P., Upreti D.K. & Tewari L.M. 2014. Lichen genus *Usnea* (*Parmeliaceae*, *Ascomycota*) in Uttarakhand, India. *Current Research in Environmental & Applied Mycology* **4**(2): 188–201.
- Singh G., Dal Grande F., Divakar P.K., Otte J., Leavitt S.D., Szczepanska K., Crespo A., Rico V.J., Aptroot A., da Silva Cáceres M.E., Lumbsch H.T. & Schmitt I. 2015. Coalescent-Based Species Delimitation Approach Uncovers High Cryptic Diversity in the Cosmopolitan Lichen-Forming Fungal Genus *Protoparmelia* (*Lecanorales*, *Ascomycota*). *PLoS ONE* **10**(5): e0124625.
- Soberon J. & Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 19644–19650.
- Sokal R.R. & Crovello T.J. 1970. The biological species concept: A critical evaluation. *American Naturalist* **104**: 127–153.
- Solhaug K.A. & Gauslaa Y. 1996. Parietin, a photoprotective secondary product of the lichen *Xanthoria parietina*. *Oecologia* **108**(3): 412–418.
- Solhaug K.A., Lind M., Nybakken L. & Gauslaa Y. 2009. Possible functional roles of cortical depsides and medullary depsidones in the foliose lichen *Hypogymnia physodes*. *Flora, Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **204**(1): 40–48.
- Stafleu F.A. & al. 2015. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*. Published on internet <http://www.sil.si.edu/digitalcollections/tl-2/> [accessed 30 October 2015].

- Stamatakis A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* **22**: 2688–2690.
- Stamatakis A., Hoover P. & Rougemont J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web-servers. *Systematic Biology* **75**: 758–771.
- Stenroos S., Ahti T., Lohtander K. & Myllys L. 2011. *Suomen Jäkäläopas*. Helsinki: Luonnontieteellisen Keskusmuseon Kasvimuseo.
- Stevens G. 1999. A revision of the lichen family *Usneaceae* in Australia. *Bibliotheca Lichenologica* **72**: 1–128.
- Stevens G. 2004. *Usneaceae*. In *Flora of Australia* Vol. 56A *Lichens*. (P. M. McCarthy & K. Mallett, eds): 78–98, 107–115. Melbourne: ABRIS/CSIRO.
- Suetina Y.G. & Glotov N.V. 2010. Ontogeny and Morphogenesis of the Fruticose Lichen *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. *Russian Journal of Developmental Biology* **41**: 32–40.
- Swinscow T.D.V. & Krog H. 1974. *Usnea* subgenus *Eumitria* in East Africa. *Norwegian Journal of Botany* **21**: 165–185.
- Swinscow T.D.V. & Krog H. 1975. The *Usnea undulata* aggregate in East Africa. *The Lichenologist* **7**: 121–138.
- Swinscow T.D.V. & Krog H. 1976a. The *Usnea bornmuelleri* aggregate in East Africa. *Norwegian Journal of Botany* **23**: 23–31.
- Swinscow T.D.V. & Krog H. 1976b. The *Usnea articulata* aggregate in East Africa. *Norwegian Journal of Botany* **23**: 261–268.
- Swinscow, T.D.V. & Krog, H. 1978. Pendulous species of *Usnea* in East Africa. *Norwegian Journal of Botany* **25**: 221–241.
- Swinscow T.D.V. & Krog H. 1979. The fruticose species of *Usnea* subgenus *Usnea* in East Africa. *The Lichenologist* **11**: 207–252.
- Swinscow T.D.V. & Krog H. 1988. *Macrolichens of Esat Africa*. London: British Museum (Natural History).
- Tallis J.H. 1959. The British Species of the Genus *Usnea*. *The Lichenologist* **1**: 49–83.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., & Kumar S. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular biology and evolution* **30**(12): 2725–2729.
- Tavares I. 2002. Notes on Lectotypification of *Usnea fulvoreagens*K, KU. *Gigantea*, *U. sulcata*, and *U. cavernosa*. *Constancea* **83**: <<http://ucjeps.berkeley.edu/constancea/83/tavares/usnea.html>>. Acceso: 19 de septiembre de 2015.
- Taylor T.N., Hass H., Remy W. & Kerp H. 1995. The oldest fossil lichen. *Nature* **378**: 244.
- Taylor J.W., Jacobson D.J., Kroken S., Kasuga T., Geiser D.M., Hibbett D.S. & Fisher M.C. 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in Fungi. *Fungal Genetics and Biology* **31**: 21–32.
- Tehler A., Irestedt M., Bungartz F. & Wedin M. 2009. Evolution and reproduction modes in the *Roccella galapagoensis* aggregate (*Roccellaceae*, *Arthoniales*). *Taxon* **58**(2): 438–456.
- Thomson J.W. 1984. *American Arctic Lichenes. I. The Macrolichens*. New York: Columbia University Press.
- Tõrra T. & Randlane T. 2007. The lichen genus *Usnea* (lichenized *Ascomycetes*, *Parmeliaceae*) in Estonia with a key to the species in the Baltic countries. *The Lichenologist* **39**: 415–438.

- Truong C., Bungartz F. & Clerc P. 2011. The lichen genus *Usnea* (Parmeliaceae) in the tropical Andes and the Galapagos: species with a red–orange cortical or subcortical pigmentation. *The Bryologist* **114**(3): 477–503.
- Truong C. & Clerc P. 2012. The lichen genus *Usnea* (Parmeliaceae) in tropical South America: species with a pigmented medulla, reacting C+ yellow. *The Lichenologist* **44**: 625–637.
- Truong C. & Clerc P. 2013. Eumitrioid *Usnea* species (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in tropical South America and the Galapagos. *The Lichenologist* **45**(3): 383–395.
- Truong C., Rodríguez J.M. & Clerc P. 2013a. Pendulous *Usnea* species (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in tropical South America and the Galapagos. *The Lichenologist* **45**(4): 505–543.
- Truong C., Divakar P.K., Yahr R., Crespo A. & Clerc P. 2013b. Testing the use of ITS rDNA and protein-coding genes in the generic and species delimitation of the lichen genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**(2): 357–372.
- Ulloa M. & Hanlin R.T. 2006. *Nuevo Diccionario Ilustrado de Micología*. St- Paul: APS Press.
- Vareschi V. 2001. El género *Usnea* en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* **64**(1): 9–63.
- Walker F.J. 1985. The lichen genus *Usnea* subgenus *Neuropogon*. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany Series* **13**(1): 1–130.
- Walter H. 1985. *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of Geobiosphere*. Heidelberg: Springer.
- White F.J. & James P.W. 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *Bulletin of the British Lichen Society* **57**(Suppl.): 1–41.
- White T.J., Bruns T., Lee S. & Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* (M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky & T.J. White, eds): 315–322. San Diego: Academic Press.
- Wilson K.A., Westphal M.I., Possingham H.P. & Elith J. 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* **122**(1): 99–112.
- Wilkins J.S. 2011. Philosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa* **2765**: 58–60.
- Wirth W., Dull R., Llimona X., Ros R.M. & Werner O. 2004. *Guía de campo de los líquenes, musgos y hepáticas*. Barcelona: Omega.
- Wirth V., Hauck M. & Schultz M. 2013. *Die Flechten Deutschlands. 2 Vols.* Stuttgart: Ulmer.
- Wirth V. & Kischbaum U. 2014. *Flechten einfach bestimmen. Ein zuverlässiger Führer zu den häufigsten Arten Mitteleuropas*. Wiebelsheim: Quelle & Meller.
- Wirtz N., Printzen C., Sancho L.G. & Lumbsch H.T. 2006. The phylogeny and classification of *Neuropogon* and *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) revisited. *Taxon* **55**(2): 367–376.
- Wirtz N., Printzen C. & Lumbsch H.T. 2008. The delimitation of Antarctic and bipolar species of neuropogonoid *Usnea* (Ascomycota, Lecanorales): a cohesion approach of species recognition for the *Usnea perpusilla* complex. *Mycological Research* **112**: 472–484.
- Wirtz N., Printzen C. & Lumbsch H.T. 2012. Using haplotype networks, estimation of gene flow and phenotypic characters to understand species delimitation in fungi of a predominantly Antarctic *Usnea* group (Ascomycota, Parmeliaceae). *Organisms Diversity and Evolution* **12**: 17–37.

- Wisz M.S., Hijmans R.J., Li J., Peterson A.T., Graham C.H. & Guisan A. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* **14**(5): 763–773.
- Woodward F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: University Press.
- Yoshimura I. 1968. The phytogeographic relationships between the Japanese and North American species of *Cladonia*. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* **31**: 227–246.
- Yoshimura I., Kurokawa T., Kinoshita Y., Yamamoto Y. & Miyawaki H. 1994. Lichen substances in cultured lichens. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **76**: 249–261.
- Yuan X., Xiao S. & Taylor T.N. 2005. Lichen-like symbiosis 600 million years ago. *Science* **308**(5724): 1017–1020.